

# MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH.

---

EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

HERAUSGEGEBEN

VON

**CARL GEGENBAUR**

PROFESSOR IN HEIDELBERG.

---

**NEUNUNDZWANZIGSTER BAND.**

MIT 28 TAFELN UND 83 FIGUREN IM TEXT.

---

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1902.

40  
25/10/1912

NEUROLOGISCHES JAHRBUCH

HEFT XLIV

VERLAG VON F. ENKE'SCHE BUCHHANDLUNG

LEIPZIG

NEUROLOGISCHES JAHRBUCH

HEFT XLIV

LEIPZIG

VERLAG VON F. ENKE'SCHE BUCHHANDLUNG

1912





## Inhalt des neunundzwanzigsten Bandes.

### Erstes Heft.

Ausgegeben am 23. Oktober 1900.

|   | Seite |
|---|-------|
| Zur Anatomie der Nasenhöhle und des Rachens der einheimischen Chiropteren. Von Otto Grosser. (Mit Taf. I—III u. 24 Fig. im Text.)   | 1     |
| Kürzere Mittheilungen aus dem anatomischen Institut zu Amsterdam. Von Louis Bolk. I. Über die Persistenz fötaler Formerscheinungen bei einem erwachsenen Manne. (Mit 1 Fig. im Text.)   | 78    |
| II. Über eine Wirbelsäule mit nur sechs Halswirbeln. (Mit Taf. IV.)   | 84    |
| Über die vergleichende Anatomie der Augenmuskulatur. Von H. K. Corning. (Mit Taf. V u. VI.)   | 94    |
| Über die Entstehung der Scheidewand zwischen Perikardial- und Peritonealhöhle und über die Bildung des Canalis pericardiaco-peritonealis bei Embryonen von <i>Acanthias vulgaris</i> . Von F. Hochstetter. (Mit Taf. VII u. 12 Fig. im Text.) | 141   |

### Zweites Heft.

Ausgegeben am 6. November 1900.

|  |     |
|--|-----|
| Die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei Vögeln. Von Heinrich Engert. (Mit Taf. VIII—X.)  | 169 |
| Zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Duodenum in frühen Embryonalstadien. Von Jul. Tandler. (Mit Taf. XI u. XII.)   | 187 |
| Der kurze Kopf des <i>Musculus biceps femoris</i> und der <i>Tenuissimus</i> . Ein stammesgeschichtliches Problem. Von Hermann Klaatsch. (Mit Taf. XIII u. XIV.) | 217 |

### Drittes Heft.

Ausgegeben am 15. October 1901.

|  |     |
|--|-----|
| Über die Urniere von <i>Acanthias vulgaris</i> , ein Beitrag zur Kenntnis sekundärer Metamerie. Von B. Haller. (Mit Taf. XV u. XVI u. 5 Fig. im Text.) | 283 |
|--|-----|

|   |     |
|---|-----|
| The Smooth Facial Muscles of Anura and Salamandrina, a Contribution to the Anatomy and Physiology of the Respiratory Mechanism of the Amphibians. By Henry L. Bruner. (With plates XVII and XVIII.) | 317 |
| The finer Anatomy of the Nervous System of <i>Myxine glutinosa</i> . By John F. Holm. (With plates XIX—XXII.)   | 364 |
| Die erste Anlage des Geruchsorgans bei <i>Ammocoetes</i> und ihre Beziehungen zum Neuroporus. Von Wilhelm Lubosch. (Mit Taf. XXIII u. 5 Fig. im Text.)  | 402 |
| Über Varietäten der Aortenbogen, Aortenwurzeln und der von ihnen entspringenden Arterien bei Reptilien. Von F. Hochstetter. (Mit Taf. XXIV.)  | 415 |

#### Viertes Heft.

Ausgegeben am 25. Februar 1902.

|  |     |
|--|-----|
| Die Nervenendigungen in der Schnauze des Hundes. Von Eugen Botezat. (Mit Taf. XXV.)  | 439 |
| Die äußeren Formverhältnisse der Leber bei den Primaten. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Von Georg Ruge. (Mit 25 Fig. im Text.)  | 450 |
| Über die Bedeutung des Foramen entepicondyloideum und des Trochanter tertius der Säugethiere. Von Ernst Stromer. (Mit 2 Fig. im Text.)   | 553 |
| Beziehungen regressiver und progressiver Vorgänge zwischen tiefem Fingerstrecker und den <i>Musculi interossei dorsales</i> der menschlichen Hand. Von A. Bühler. (Mit 9 Figuren im Text.) | 563 |
| Über den Ursprung des Kopfskeletes bei <i>Necturus</i> . Von Georg Buchs. (Mit Taf. XXVI—XXVIII.)  | 582 |

# Zur Anatomie der Nasenhöhle und des Rachens der einheimischen Chiropteren.

Von

**Dr. Otto Grosser,**

Prosektor.

---

*(Aus dem I. anatomischen Institut in Wien.)*

---

Mit Tafel I—III und 24 Figuren im Text.

---

Die eigenthümliche Organisation der Chiropteren hat seit jeher das Interesse der Naturbeobachter erregt. Doch sind die vergleichend-anatomischen Angaben über diese Klasse vielfach in der Litteratur verstreut; nur das Skelet- und Muskelsystem hat wiederholte Bearbeitung erfahren (HUMPHRY, MACALISTER, MAISONNEUVE [22]). Außerdem hat ROBIN (26) die Eingeweide vergleichend untersucht, ohne aber auf das hier gewählte Thema näher einzugehen, und ALLEN (1) nach macerirten Schädeln einer größeren Reihe von Arten die Nasenmuscheln beschrieben. Sonstige Untersuchungen sind bis nun hauptsächlich an Glattnasen angestellt worden, und unsere einheimischen blattnasigen Fledermäuse, die Rhinolophiden, wurden dabei meist vernachlässigt. Dieselben bieten aber eine Fülle von eigenthümlichen Bildungen dar; es sei hier nur auf die Befunde ROBIN's und ALLEN's hingewiesen. Hier möge eine zusammenfassende, ausführliche Darstellung der Nasenhöhle und des Rachens unserer einheimischen Formen überhaupt versucht werden.

Mein im Laufe mehrerer Jahre gesammeltes Material wurde theils zu makroskopischer Präparation verwendet, theils fixirt und dann in Serien zerlegt, wobei mit Rücksicht auf die topographischen Verhältnisse der Kopf erst nach der Fixirung sammt dem Halse vom Rumpfe getrennt wurde. Die Fixirung



erfolgte in Pikrin-Sublimat, ZENKER'scher oder MÜLLER'scher Flüssigkeit, MÜLLER-Formol oder Pikrinsäure-Formol, wobei bis zu Stücken von der Größe eines ganzen *Rhinolophus hipposideros* (nach Entfernung der Haut) Pikrin-Sublimat die besten Resultate gab. Die Entkalkung geschah in Phloroglucin-Salpetersäure oder Salpetersäure-Kochsalz-Alkohol, die Einbettung in Celloidin, die Färbung nach der in unserem Institut üblichen Methode auf dem Objektträger mittels Fließpapierstreifen, die mit den Farblösungen (Hämatoxylin und Eosin) und Aufhellungsflüssigkeiten getränkt werden.

Mikroskopisch untersucht wurden folgende Arten:

#### I. *Gymnorhina*, Familie *Vespertilionidae*:

*Vesperugo noctula* K. u. Blas., zwei Serien (frontal und sagittal) durch ganze Köpfe, und einzelne Stücke zur Detailuntersuchung.

*Vesperugo serotinus* K. u. Blas., Schädelbasis mit Pharynx und Kehlkopf.

*Vesperugo pipistrellus* K. u. Blas., ein Kopf in Frontalserie, vier Embryonen von 7,  $8\frac{1}{2}$ ,  $11\frac{1}{3}$  und 13 mm Scheitel-Steißlänge.

*Vespertilio murinus* Schreb., Schädelbasis mit Pharynx und Kehlkopf. Zwei Embryonen von 9,3 und  $10\frac{1}{4}$  mm Scheitel-Steißlänge.

*Vespertilio mystacinus* Leisler, Kopf eines Säuglings in Frontalserie.

*Plecotus auritus* Geoff., Kopf in Frontalserie.

#### II. *Phyllorhina*, Familie *Rhinolophidae*.

*Rhinolophus ferrum equinum* Schreb., Kopf in Frontalserie.

*Rhinolophus hipposideros* Bechst. (= *Rh. hipposideris* Herm.), sieben Köpfe aus verschiedenen Lebensaltern und Jahreszeiten, in Frontal- oder Sagittalserien, zwei Embryonen von 7,3 und  $7\frac{1}{4}$  mm Scheitel-Steißlänge.

Die etwas mühsame Untersuchungsmethode mittels Serien erwies sich bei den meisten hier zu lösenden Fragen mit Rücksicht auf die Kleinheit der Objekte als unbedingt nothwendig, da die Präparation hier nur eine kontrollirende und ergänzende Rolle spielen konnte.

Die Embryonen von *Vespertilio* verdanke ich der Güte des Herrn Professors F. HOCHSTETTER, die von *Vesperugo* sowie den Kopf von *Vespertilio mystacinus* der Güte des Herrn Professors J. SCHAFFER, dem ich auch sonst für manchen werthvollen Rath zu Dank verpflichtet bin, die Embryonen von *Rhinolophus* der Liebenswürdigkeit des Herrn A. GREIL, Assistenten der Anatomie in Innsbruck. Für die freundliche Überlassung dieses Materials sei hier mein aufrichtiger Dank ausgesprochen.

Auch sei mir vergönnt, gleich hier meinem verehrten Lehrer und Chef, Herrn Hofrath Professor E. ZUCKERKANDL, für das stete Interesse an meinen Bestrebungen, für die dabei mir gewährte Unterstützung meinen wärmsten Dank zu sagen.

### A. Vespertilionidae.

Die bisherigen Kenntnisse der Nasenhöhle und des Pharynx glattnasiger Formen bestehen in folgenden Angaben:

Der erste Beschreiber der Nasenhöhle ist wohl ALLEN (1). Er hat die macerirten Schädel mehrerer Arten untersucht und *Vespertilio subulatus* abgebildet. Seine Darstellung umfasst zwar nicht alle zu erörternden Punkte, stimmt aber mit meinen Befunden überein. Sie lautet wie folgt: Bei *Vesperus* (einer Untergattung von *Vesperugo*) sind »die Öffnungen des septoturbinalen Theiles (sc. der Lamina cribrosa) auf ein großes Loch beschränkt, welches gerade vor dem nicht durchlochtem Antheile liegt. Nahe am Septum, im vorderen Abschnitte, sieht man eine Gruppe von Löchern, die sich ziemlich weit gegen die Stirn erstrecken. Gerade gegenüber dem Beginne dieser Reihe, gegen die laterale Seite zu, liegt die Gruppe von Löchern für die erste endoturbinale Platte, während stirnwärts von der letzteren die zwei Löcher für die einzige ektoturbinale Platte liegen. Bei *Vesperugo* ist die Anordnung die gleiche«.

»Von der nasalen Seite gesehen, hat bei *Vesperus noctula* das Ektoturbinale zwei Drittel der Länge des Endoturbinalen. Es ist oben verdickt und in seinem obersten Theile lateralwärts eingerollt. Die laterale Fläche ist konkav. Die ganze Platte ruht auf der konkaven lateralen Fläche des ersten Endoturbinalen. Die letztgenannte Platte ist oben sehr breit und erstreckt sich seitlich und stirnwärts vom Ektoturbinale. Sie ist an der Basis schmaler als an der Spitze, wo sie sich allmählich am medialen Rande in einen zarten Fortsatz verlängert. Der laterale Rand des vor der Lamina transversa gelegenen Theiles erstreckt sich so weit als die vordere Spitze des zweiten Prämolaren. Er ist konkav, um das konvexe Maxilloturbinale aufzunehmen. Das zweite Endoturbinale ist hinten etwas schmaler als vorn. Es ist doppelt so groß als das dritte Endoturbinale, welches rundlich ist.« . . . . Bei *Vespertilio* ist »das einzige Ektoturbinale ein Drittel der Länge der ersten endoturbinalen Platte . . . . Das erste Endoturbinale reicht so weit als der erste Prämolare . . . . Alle vorstehenden Arten von Vespertilioniden . . . . besitzen eine Verbindung der ersten und dritten endoturbinalen Platte oberhalb der zweiten«. »Das Maxilloturbinale erstreckt sich als wohl abgegrenzte Leiste nach vorn in die Schnauze, wo es in der nach außen vorragenden Anschwellung am oberen lateralen Rande endigt. Nahe seinem Ende ist es außen konkav, wobei die Konkavität eine kleine



leistenartige Falte an der Außenseite der Schnauze aufnimmt. Die obige Beschreibung bezieht sich auf die Verhältnisse, wie sie bei *Vesperus noctula* gefunden werden, ist aber wahrscheinlich für alle Säugethiere gültig.«

ZUCKERKANDL (37) beschreibt die Nasenhöhle von *Vespertilio* wie folgt: »Der hintere Nasenraum ist äußerst eng und lang, der vordere kurz, aber geräumig. Die Riechwülste stehen in zwei Reihen, wovon die mediale bloß drei Riechwülste trägt; wobei jedoch zu bemerken ist, dass das Nasoturbinale fehlt und dass hier der erste Riechwulst dem zweiten anderer Thiere entspricht . . . . Die Nasenmuschel ist platt und gehört eher zu den einfach als zu den doppelt gewundenen. Sie zeigt medial eine Rinne für den großen ersten Riechwulst. Der Sinus sphenoidalis fehlt. Der Sinus frontalis bildet eine seichte Nische (Pars nasalis ossis frontis), in der der laterale Riechwulst steckt. Der Sinus maxillaris wird vom großen Siebbeine beinahe ausgefüllt.«

Auch MAISONNEUVE (22) beschreibt die Nasenmuscheln, aber in für unsere Zwecke unverwerthbarer Weise.

Über das JACOBSON'sche Organ der Chiropteren hat zuerst SCHWINK (31) an Embryonen von *Vespertilio murinus* bis zu 54 mm Körperlänge Untersuchungen angestellt; er sagt: »Die Vespertilionen zeichnen sich aus durch den völligen Mangel eines JACOBSON'schen Organs; aber es besteht eine Verbindung zwischen Mund- und Nasenhöhle (Ductus nasopalatinus) und weiterhin als Erinnerung an das verloren gegangene Organ die Cartilago Jacobsonii. . . . Ganz vorn trennt sich von der Nasenscheidewand rechts und links ein kleines Knorpelstück ab, das eine Strecke hindurch isolirt verläuft und dabei allseitig mehr und mehr an Umfang verliert. Dieses schließlich sehr unansehnliche Knorpelstückchen verbindet sich nun mit einem rasch an Größe zunehmenden Knorpel, der als Processus cartilagineus posterior<sup>1</sup> bald mit der Seitenwand verschmilzt und dabei den Thränennasenkanal an seiner äußeren Seite erkennen lässt. Wenn letzterer durch das Auseinanderweichen der beschriebenen Knorpel wieder in die Nähe der Schleimhaut geräth, bleibt der Processus cartilagineus posterior ohne direkte Verbindung am Boden der Nasenfurche liegen und nimmt allmählich eine U-form an; jetzt trifft man auch die Gaumenmündung des Ductus nasopalatinus, der sich nach oben in Verbindung setzt mit der Nasenhöhle, resp. Nasen-

<sup>1</sup> Entspricht SPURGAT's Processus lateralis inferior septi cartilaginei.

furche. Hierdurch wird der Knorpel getrennt in eine äußere Partie, die noch eine Strecke weit verfolgt werden kann und den eigentlichen Rest des Processus cartilagineus darstellt, während das innere Theilstück als Cartilago Jacobsonii zu bezeichnen ist. Vorn, gleich nachdem sie isolirt auftritt, zeigt diese Cartilago einen länglichen und längsovalen Querschnitt und verläuft nach rückwärts als runde Knorpelspange mit etwas zugespitztem Ende; sie verschmilzt während ihres Verlaufes nicht direkt mit dem Scheidewandknorpel, sondern es stellt nur das beiderseitige Perichondrium eine Verbindung her. . . . »Am Grunde der Nasenfurche« ist »noch ein Knorpel<sup>1</sup> zu sehen, der ganz isolirt verläuft und nirgends mit dem JACOBSON'schen in Zusammenhang steht. Die Verbindung zwischen Mund- und Nasenhöhle durch den Canalis nasopalatinus ist bei den untersuchten Embryonen mit Epithelmassen ausgefüllt, und nur beim Embryo von 54 mm Körperlänge lässt sich stellenweise durch Dehiscenz der Epithelien ein beginnendes Lumen nachweisen. Von dem JACOBSON'schen Organe findet sich keine Andeutung; es kommen bloß im Verlaufe des Gaumen-Nasenganges einige Ausbuchtungen vor, doch sind diese an sich unbedeutende Grübchen und gewiss keine homologen Bildungen, zudem sie unregelmäßige Buchten sind und keinerlei Epithelveränderung erkennen lassen. — Der Vomer tritt erst auf, wenn die Cartilago Jacobsonii ganz verschwunden<sup>2</sup> ist, und zwar zunächst als paariger Knochen«.

Diese Angaben wurden hier in extenso wiedergegeben, da mir gerade von *Vespertilio murinus* ältere Embryonen und auch erwachsene Exemplare, die für die mikroskopische Untersuchung brauchbar wären, fehlen und die hier beschriebenen Verhältnisse mit *Vesperugo* nicht vollständig übereinstimmen.

Auch HERZFELD (11) leugnet unabhängig von SCHWINK das Vorkommen eines JACOBSON'schen Organs bei einer von ihm untersuchten, nicht näher bestimmten einheimischen Art (nach seiner Zeichnung wahrscheinlich eine *Vesperugo*); er beschreibt einen offenen Nasengaumengang und weist auf die große Ähnlichkeit der Knorpel des Nasenhöhlenbodens mit den von ihm ausführlich dargestellten Knorpeln beim Schafe hin; nur bildet der JACOBSON'sche Knorpel bei der Fledermaus keine Rinne.

DUVAL und GARNAULT (5) machen den vorigen widersprechende

<sup>1</sup> Entspricht dem Processus posterior lateralis SPURGAT's.

<sup>2</sup> Sc. in der Frontalserie.



Angaben. Sie behaupten außer dem Fehlen des JACOBSON'schen Organs beim erwachsenen *Vespertilio murinus* auch die Obliteration des Nasengaumenganges, finden dagegen das Organ und den Gang bei einem älteren Embryo von *Vesperugo pipistrellus*. Bei *Vespertilio* soll auch in frühen Embryonalstadien die Rinne, welche nach GARNAULT (7) die erste Anlage des Organs bildet, fehlen, dagegen ein offener Nasengaumengang vorhanden sein, der im Laufe des Embryonallebens verschwinde. Ferner machen die Autoren Angaben über die Knorpel dieser Region, die noch weiter im Text erwähnt werden sollen. Hier sei nur vorweg bemerkt, dass ich mich nur auf die Seite SCHWINK's und HERZFELD's stellen kann.

Die laterale Nasendrüse hat JACOBSON (cit. nach KANGRO, 17) zuerst gesehen; in dem Referate CUVIER's heißt es: »Dans nos vespertillions indigènes, elle est assez grande.« Später hat SCHWINK (31) ihr Verhalten bei Embryonen von *Vespertilio murinus* beschrieben. Er sagt darüber: »Die Fledermäuse haben eine wohl entwickelte Nasendrüse, die sich frühzeitig als hohle Epithelwucherung anlegt.« Dabei erfolgt die Mündung des Ganges »weit vorn, dicht hinter der des Thränennasenkanals«. Bei einem Embryo von 30 mm Körperlänge liegt der größere Theil der Drüse »nach abwärts auf der Wurzel der unteren Muschel; zugleich setzt sich die Drüsensubstanz aber auch nach oben an der Seitenwand entlang fort und schickt einen allmählich immer kleiner werdenden Streifen dorsalwärts, dessen oberste Ausläufer in einer Linie liegen, welche etwa die Mitte der beiden Bulbi mit einander verbindet. Ein Antrum Highmori ist nicht ausgebildet; daher breitet sich die Drüse nur an der Seitenwand der Nase aus. Der Mündung des Ausführungsganges zunächst ist . . . das Lumen kreisrund und nicht besonders weit. Wenn der Kanal dann von seiner bisher eingenommenen Stelle an der Basis des Schleimhautwulstes, der — nebenbei bemerkt — im Gegensatz zu dem Befund bei der Katze hier niemals eine knorpelige Stütze erhält (SCHWINK meint das Rudiment des Nasoturbinale), nach außen rückt, erhält das Lumen eine schräg ovale Form und erweitert sich zugleich allmählich . . . Noch bevor Acini in der Nähe des Kanals wahrzunehmen sind, wird das Lumen neuerdings wieder enger und erscheint endlich viel weniger weit als es kurz nach der Mündung anzutreffen war«. Bei einem 54 mm langen Embryo reicht »das pharyngeale Ende der Drüse . . . sehr weit nach rückwärts« und »fällt ungefähr in jene Frontalebene,

die das vordere Drittel des Bulbus vom zweiten Drittel in beiden Augen trennen würde«.

Die Anlage der septalen Drüse findet sich bei SCHWINK auf Taf. V Fig. 60 (Embryo von 54 mm Körperlänge) wiedergegeben; SCHWINK hat sie übersehen, da er (pag. 70) sagt: »Eine septale Drüse besitzen die untersuchten Embryonen nicht.« Thatsächlich fehlt sie nach seinen Zeichnungen noch bei einem Embryo von 36 mm Körperlänge.

Der Thränennasengang war sammt den zwei Thränenröhrchen in sämtlichen von SCHWINK untersuchten Stadien (25—54 mm Körperlänge) noch solid. Der Kanal zieht zwischen Oberkiefer und knorpeliger Nase und später in der Nähe einer Schleimhauttasche, die nach außen oben gerichtet ist (sc. der Recessus unter dem Maxilloturbinale), und berührt dieselbe auf weite Strecken sehr nahe. Weiter vorn verläuft er auf der Innenseite des Zwischenkiefers, dann auf der Außenseite des »Processus cartilagineus posterior«, um vor demselben zu münden. Die Mündung liegt sehr weit vorn, dicht hinter der äußeren Nasenöffnung. Der Querschnitt an der Nasenöffnung ist rund und groß, lateral vom Stützknorpel enger und oval, an der inneren Seite des Oberkiefers und in der Nähe der Schleimhaut am engsten.

RÜCKERT (27) hat die Lage des Kehlkopfes an Sagittalschnitten durch in Chromsäure entkalkte und in Alkohol gehärtete Präparate von *Vespertilio murinus* untersucht und gefunden, dass der Kehlkopfeingang in den Nasopharyngealraum eingeschoben sei, wie bei der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Säugethiere. In seinen weiteren Darlegungen bezieht er sich nirgends mehr auf *Vespertilio*. Auch ROBIN (26) beschreibt die hier erwähnte Lage des Kehlkopfes für *Vespertilio murinus*, die er durch Präparation gefunden zu haben scheint. Aus RÜCKERT's Arbeit ist diese Angabe dann in HOWES' Zusammenstellung (15) übergegangen.

MOSER (24) beschreibt das Gaumensegel »der gewöhnlichen Fledermaus«, jedenfalls einer glattnasigen Form, als relativ breit, mit fehlenden Arcus palatoglossi, und findet auf seiner Unterfläche neben der Mittellinie (ca. auf einer Strecke von  $1\frac{1}{2}$  mm) Poren, auf leicht erhöhter Unterlage in Gruppen angeordnet, die er für Äquivalente der Gaumentonsillen hält. Doch ist diese Annahme irrig, die Poren sind die Mündungen von Schleimdrüsengängen.

KILLIAN (18) erwähnt das Fehlen einer Pharynxtasche bei *Vespertilio murinus* und beschreibt dessen Pharynxtonsille folgender-

maßen: »Die Fledermäuse besitzen mitten an der Decke des Schlundkopfes eine langgestreckte Schleimhautleiste, welche aus adenoidem, follikellosem Gewebe besteht und sich genau an die Grenzen der Sphenobasilarregion hält.« An der beigegebenen Figur »erkennt man die geringe seitliche Ausdehnung der adenoiden Gewebspartie; vorn ist sie außerdem prominenter, hinten flacht sie sich ab«. Schleimdrüsen finden sich nach Angabe des Autors besonders zahlreich im hinteren Abschnitt des Nasenrachenraumes, und zwar in der Mitte des Rachendaches und beiderseits im Anschlusse an den Verlauf der Ohrtrompete. KILLIAN'S Abbildung zeigt auch die Lage des Kehlkopfes zum Nasopharynx und die Gaumentonsille.

Die Ohrtrompete wurde zuerst von RÜDINGER (28) (bei *Vespertilio murinus* und *Plecotus auritus*) untersucht; er sagt darüber: »An ihre Schleimhaut ist . . . eine lateralwärts gestellte Aussackung, welche als offenstehender Luftsack von Muskeln und Drüsen umgeben ist, angehängt.«

»Der Tubaknorpel stellt auch eine dünne, oben lateralwärts umgebogene, zierliche Platte dar . . . Der Haken krümmt sich nach der lateralen Seite um und ist bis zu seiner stumpfen Spitze in geringem Grade eingerollt . . . Mit der Konkavität des Knorpels ist die Schleimhaut als dünne Lamelle so vereinigt, dass auch eine oval gestaltete kleine Sicherheitsröhre . . . klaffend vorhanden ist. Nach Auskleidung der Sicherheitsröhre zieht die Schleimhaut, angeheftet an die laterale Fläche, herab, überschreitet aber deren Grenze nicht, sondern wendet sich hier fast rechtwinkelig nach außen. Die an der lateralen Seite die Tuba begrenzende Schleimhautlamelle gelangt weniger weit nach unten, um sich dann ebenfalls nach außen zu begeben. Hier umgrenzt die Schleimhaut einen Raum, welcher sich direkt in die Tubaspalte, wo die Flächen sich berühren, fortsetzt, und der eben so, wie die Spalte, von Epithel ausgekleidet erscheint . . . Dieser Luftsack . . . hat eine länglich viereckige Gestalt; sein längster Durchmesser von der Tubaspalte nach außen misst 1,3 mm; sein Höhendurchmesser dagegen beträgt nur 0,14 mm. In der Nähe der Tubaspalte ist er niedriger als an der lateralen Seite, wo die Höhe fast gleich ist der Breite. Die von dem Binnenraum abgewendeten drei Flächen (die vierte entspricht der medialen Knorpelplatte) werden vollständig von Drüsen und einem Muskel begrenzt. Ein mächtiges Drüsenlager nimmt lateralwärts vom Knorpelhaken den Raum zwischen Schädelbasis und Luftsack ein. Es schmiegt sich an den Knorpelhaken und auch noch an die laterale



Seite der Schleimhaut an, so dass zwei Seiten des Sackes von Drüsensubstanz umgeben sind. Die weiten Ausführungsgänge gelangen durch die obere Wand des Sackes nach der Höhle . . . . Der Boden des Sackes ist von einem starken Muskel, der auf dem Querdurchschnitt getroffen ist, eingenommen . . . . Den erwähnten Muskel muss ich wohl seiner Lage nach für den Levator veli palatini halten, wogegen ich den Dilatator tubae vermisste, denn mit dem hakenförmigen Ende des Knorpels sehe ich keinen Muskel in Verbindung stehen. . . .

Ich meinerseits glaube nicht, dass diese Einrichtung bei den Fledermäusen irgend eine funktionelle Bedeutung für das Gehörorgan habe. Ich möchte vielmehr darauf hindeuten, dass bei starker Anfüllung des Sackes mit durch die Körperwärme verdünnter Luft der Kopf des Thieres spezifisch leichter wird, und dass er vielleicht ein in Beziehung zur Nasenhöhle stehender Hilfsapparat für die Expiration darstellt, in der Weise etwa, wie es weiter unten für das Pferd beschrieben wird.\*

PETER (25) citirt RÜCKERT's Angabe über die laterale Richtung des Luftsackes bei *Vespertilio murinus*, sagt dagegen von der Muskulatur, dass sie sich »ähnlich verhält wie beim Pferd<sup>1</sup>. Dieselbe tritt in starken Bündeln an die laterale Platte heran, während der Tubenboden frei bleibt«. Auch lässt er als einzige Deutung des Luftsackes diejenige gelten, welche in ihm einen Hilfsapparat des Gehörorgans, eine Art Resonator erblickt.

RÜDINGER ist nun in so fern ein Irrthum unterlaufen, als bei den Vespertilioniden thatsächlich die laterale Tubenwand die höhere ist, die hakenförmige Krümmung und der Luftsack medialwärts gerichtet sind. Wird dies festgehalten, so ist es auch nicht schwer, den Tensor veli zu finden (s. den Text).

PETER hat nach seiner Beschreibung des Tubenknorpels und seinen Figg. 20 und 21 zweifellos nicht *Vespertilio murinus*, sondern *Rhinolophus hipposideros* vor sich gehabt; seine Fig. 21 ist fast identisch mit meiner Fig. 17 auf Taf. II. Bei der im Verzeichnis der Abbildungen für diese Figuren angegebenen Vergrößerung von 24mal würde *Vespertilio* ein sehr großes Bild geben; meine Textfig. 9 ist nur 8mal vergrößert. Auch bildet er die für *Rhinolophus* charakteristische Form des Knorpels mit höherer medialer Platte und sehr kleinem Luftsacke und den Eingang in die Bursa pharyngea

<sup>1</sup> Das Pferd besitzt einen M. tensor veli palatini.

(mit *Ph* bezeichnet) ab. Endlich trifft ein Querschnitt, der die hintere Rachenwand schneidet, bei Vespertilioniden niemals mehr die relativ kurze Tuba, sondern immer die Paukenhöhle; nur bei *Rhinolophus* mit seiner langen Tube und weit oralwärts an der Schädelbasis angehefteten Rachenwand ist dies möglich. — Übrigens ist auf seiner Zeichnung der Tubensack thatsächlich, wie dies auch bei *Rhinolophus* in der Nähe des Pharynx der Fall ist, medialwärts gerichtet.

Endlich finden sich über die osteologischen Verhältnisse des harten Gaumens und des Zwischenkiefers bei BLASIUS (1b), GIEBEL (10) und MAISONNEUVE (22) ausführliche Angaben und Abbildungen. Es wird der tiefe Ausschnitt am vorderen Rande des harten Gaumens beschrieben und erwähnt, dass »die in der Mitte durch eine Einbucht getrennten Zwischenkieferäste mit dem Oberkiefer verwachsen« sind (BLASIUS). Doch geben nur die Abbildungen von BLASIUS und MAISONNEUVE dieses Verhältnis richtig wieder; die von GIEBEL gegebene Ansicht der unteren Schädelfläche von *Vespertilio murinus* ist unrichtig, weil in ihr der Spalt zwischen den Zwischenkiefen und der Ausschnitt der Gaumenplatte fehlt.

Zur Entwicklung des Zwischenkiefers führt SCHWINK (31) an, dass derselbe (jederseits) aus einer einzigen Anlage entsteht, aus der erst später die Alveolarwände für beide Zahnfächer hervorwachsen, und dass er nur einen Processus nasalis besitzt, während ein Processus Stenonianus nicht angelegt wird.

---

In diesen Litteraturangaben fehlt eine eingehendere Darstellung der knorpeligen Nase, wie sie mit Rücksicht auf die Arbeit von SPURGAT (32) wünschenswerth erscheint; auch müssen diese Daten mit Rücksicht auf den Vergleich mit *Rhinolophus* in manchen Punkten ergänzt werden. Es soll daher hier eine einheitliche Darstellung von Nase und Rachen der Glattnasen versucht werden. Dabei gelten diese Ausführungen, wo nicht anders bemerkt, für sämtliche untersuchte Arten.

Als Boden der Nasenhöhle kommt zunächst der harte Gaumen in Betracht (Taf. I Fig. 1). Derselbe wird von den horizontalen Platten des Oberkiefers und des Gaumenbeins gebildet. Der Zwischenkiefer, dem ein Gaumenfortsatz fehlt, theilhaftig sich an der Bildung des harten Gaumens nicht; auch sind beide Zwischenkiefer von einander durch einen ziemlich weiten Zwischenraum getrennt. Dadurch kommt ein bei *Vesperugo noctula* 3 mm tiefer Abschnitt

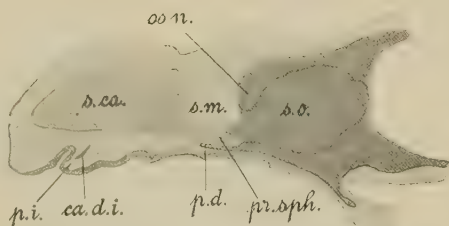
am vorderen Rande des harten Gaumens zu Stande, in dessen Bereiche eine knöcherne Scheidewand zwischen Mund- und Nasenhöhle fehlt. Andererseits überragt der hintere Rand des harten Gaumens den Körper des Oberkiefers und das hintere Ende der Zahnreihe ganz beträchtlich (um fast 2 mm bei *Vesperugo noctula*); dort trägt er eine deutliche Spina nasalis posterior (*sp.n.p* auf Taf. I Fig. 1).

An den dorsalen Rand des Oberkiefers schließen die breiten Nasenbeine, die sich aber nur mit ihren caudalen Partien an einander legen und vorn zwischen sich einen Spaltraum lassen; die knöcherne äußere Nasenapertur setzt sich also dorsal und ventral zwischen den Nasenbeinen und den Zwischenkiefern in Ausschnitte zwischen ihren Begrenzungsknochen fort. An die Nasenbeine schließen die relativ breiten Stirnbeine, an diese die Lamina cribrosa des Siebbeins, wodurch die dorsale und caudale Begrenzung der Nasenhöhle gegeben ist. Die Lamina cribrosa steht fast genau senkrecht auf der Schädelbasis (Taf. I Fig. 3). An der unteren Fläche des Siebbeins liegt die Lamina terminalis. Dieselbe ist sehr kurz (Taf. I Fig. 2), sendet aber jederseits neben dem Septum, dem Vomer und weiter vorn dem harten Gaumen aufgelagert, einen medialen, ziemlich langen Fortsatz aus (Textfig. 7) und verbindet sich durch einen ähnlichen, kurzen, lateralen Fortsatz mit dem Gaumenbeine; oder, anders ausgedrückt, sie besitzt an ihrem oralen Rande, entsprechend dem Ductus nasopharyngeus, beiderseits einen tiefen Ausschnitt — eine Form, wie sie bei Carnivoren so häufig ist.

An die untere Fläche der Lamina terminalis legt sich der Vomer an, der mit seinem caudalen Ende noch die ventrale Fläche des vorderen Keilbeinkörpers erreicht (Taf. I Fig. 3). Am harten Gaumen haftet er nicht genau entsprechend dem hinteren Rande, sondern in einiger Entfernung oral davon, wodurch die Spina nasalis posterior erst recht ausgeprägt erscheint.

Betrachten wir nun das Septum narium (Textfig. 1). Von der

Fig. 1.



Nasenscheidewand von *Vesperugo noctula*. Vergr.  $4\frac{1}{2}$ .  
*ca.d.i.* Cartilago ductus incisivi, *os.n.* Os nasale, *p.d.* Palatum durum, *p.i.* Papilla incisiva, *pr.sph.* Processus sphenoidalis septi cartilaginei, *s.ca.* Septum cartilagineum, *s.m.* Septum membranaceum, *s.o.* Septum osseum.

Fig. 2.

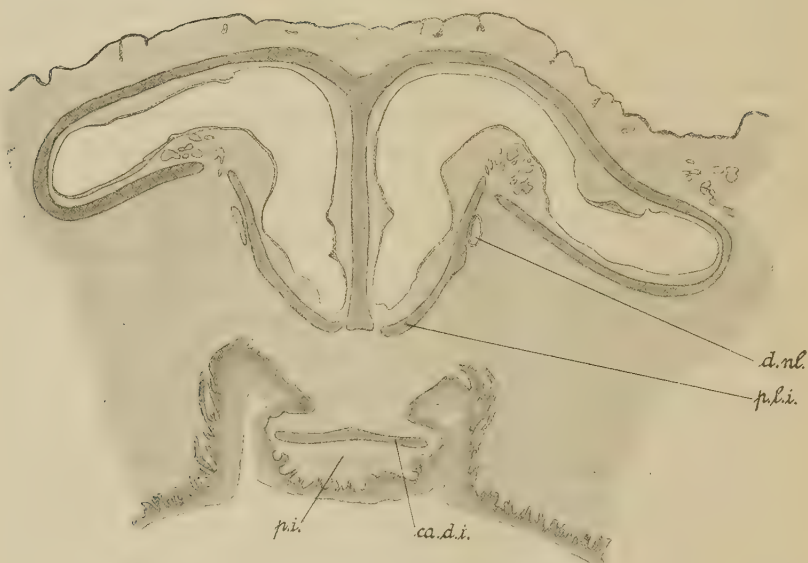
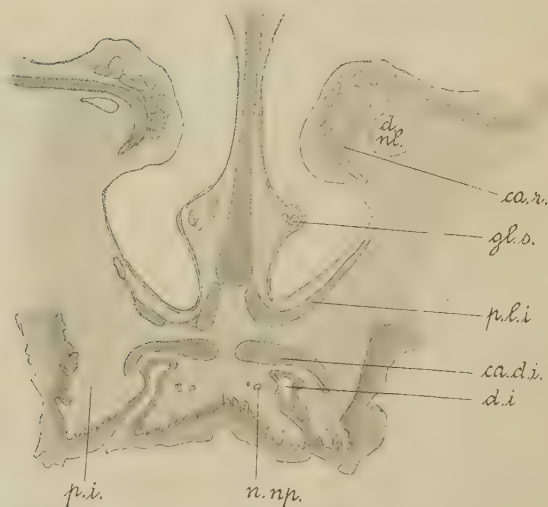


Fig. 3.



Frontalschnitte durch die Nasenhöhle von *Vesperugo noctula*. Vergr. 20. Fig. 2 durch die Papilla incisiva, Fig. 3 knapp vor dem Ductus incisivus. 114. und 144. Schnitt der Serie. *ca.d.i.* Cartilago ductus incisivi, *ca.r.* Cartilago reunens zwischen Processus lateralis inferior et superior septi cartilaginei, *d.i.* Ductus incisivus, *d.nl* Ductus nasolacrymalis, *g.l.s.* Glandula septalis, *n.n.p.* Nervus nasopalatinus, *p.li.* Processus lateralis inferior septi cartilaginei, *p.i.* Papilla incisiva. Der Schnitt der Fig. 2 liegt vor dem Ausführungsgange der lateralen Nasendrüse.



Fig. 4.

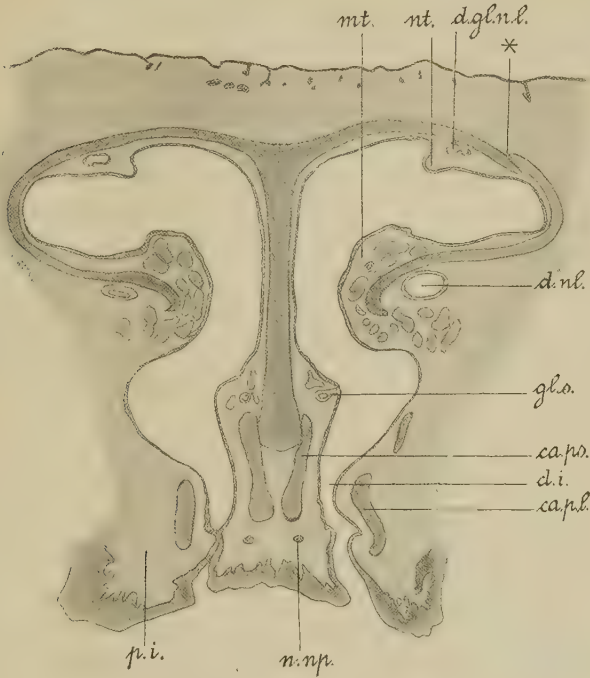
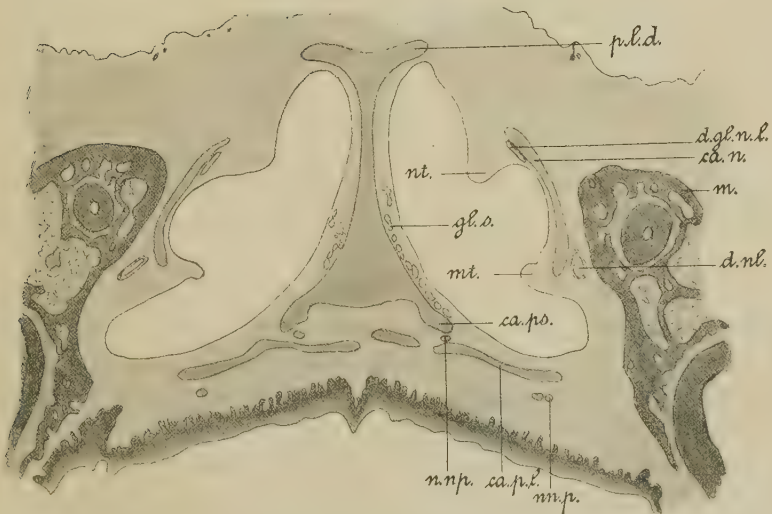


Fig. 5.



Frontalschnitte durch die Nasenhöhle von *Vesperugo noctula*. Vergr. 20. Fig. 4. Schnitt durch den Ductus incisivus. Fig. 5. Schnitt nahe dem vorderen Rande des harten Gaumens. 152. und 206. Schnitt der Serie. *ca.n* Cartilago navicularis, *ca.p.l* Cartilago posterior lateralis, *caps* Cartilago paraseptalis, *d.gln.l* Ductus glandulae nasalis lateralis, *nn.p* Nervi palatini, *nt* Nasoturbinal, *m* Maxilla, *mt* Maxilloturbinal, *p.l.d* Processus lateralis dorsalis septi cartilaginei, \* kurzer sagittaler Spalt im Knorpel. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 2 und 3.



Lamina cribrosa geht die Lamina perpendicularis des Siebbeins ab, die bis zu der Stelle oralwärts reicht, wo die beiden Nasenbeine aus einander weichen. Hier endet sie mit einem ziemlich genau vertikalen freien Rande; ihr unterer Rand verbindet sich mit dem medialen Fortsatze der Lamina terminalis und dem Vomer. Hier schließt an sie der ventrale Fortsatz des Septum cartilagineum an (Processus sphenoidalis septi [SPURGAT], *pr.sph*); oben bleibt ein Theil des Septum membranös. Ein Processus frontalis septi cartilaginei fehlt. Oralwärts reicht das Septum bis in die äußerste Schnauzenspitze; es ragt noch in die Oberlippe hinein. Seine Unterkante ist geradlinig, seine vordere ventrale Ecke ziemlich genau rechtwinklig, seine vordere dorsale Ecke abgerundet. An seiner unteren Kante ist das Septum, wie dies auch DUVAL und GARNAULT beschreiben, keulenförmig verdickt. Bei den untersuchten Embryonen ist das Septum natürlich in seiner ganzen Ausdehnung knorpelig.

Die knorpelige Seitenwand der Nasenhöhle ist verhältnismäßig ungemein einfach gebaut (Textfig. 2—6). Von der dorsalen Kante und auch vom vorderen Rande der Cartilago septalis geht der Processus lateralis dorsalis (SPURGAT) ab; eine Cartilago alaris ist von ihm nicht abgetrennt. Wir finden im Nasendache eine einheitliche Knorpellamelle, welche sich von der Schnauzenspitze an an ihrem lateralen Rande einrollt und dem Maxilloturbinale zur Stütze dient. An ihrem vorderen Ende liegt eine Cartilago accessoria, die jedoch gleichfalls durch Knorpelbrücken mit der Hauptmasse verbunden ist. Als Andeutung einer Differenzirung finden wir einerseits ganz vorn in der Schnauzenspitze mehrfache Lückenbildungen an der Grenze des Septalknorpels und des Processus lateralis dorsalis, und andererseits bei dem in eine Frontalserie zerlegten Schädel von *Vesperugo noctula* einen auf Textfig. 4 dargestellten, bloß einseitig vorhandenen, nur 0,6 mm langen sagittalen Spalt (\*) im dorsalen Seitenfortsatz.

In seinem caudalen Abschnitte wird der obere Seitenfortsatz immer schmaler und bildet schließlich (Textfig. 5) nur noch eine schmale Leiste am Septum, mit welchem zugleich er sein Ende erreicht. Als Stütze für das Maxilloturbinale setzt sich sein ventraler Rand caudalwärts als nur mehr schwach gekrümmter Fortsatz fort, der sich mit seinem Ende an die mediale Fläche des Oberkiefers anlegt. Dieser im Maxilloturbinale gelegene Theil des Knorpels ist der SPURGAT'schen Cartilago navicularis homolog (*can* in Textfig. 5).

Die Knorpel des Nasenbodens lassen sich leichter mit HERZ-

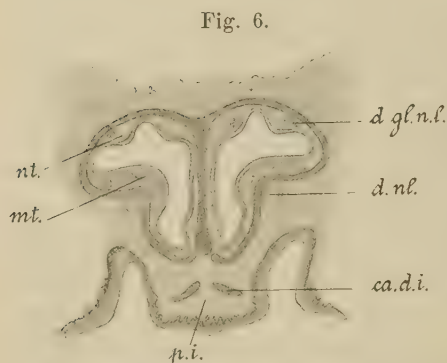
FELD's Bezeichnungsweise als mit der SPURGAT'schen Auffassung in Einklang bringen. Sie bilden die Ergänzung des harten Gaumens im Bereiche seines vorderen Ausschnittes, sie verrathen aber andererseits ihre Bedeutung als Gebilde, welche dem STENSON'schen Gange und dem JACOBSON'schen Organe angehören. Was dieses letztere betrifft, so sei hier gleich vorweg bemerkt, dass (entgegen DUVAL's und GARNAULT's Angabe) keine einzige glattnasige Fledermaus ein JACOBSON'sches Organ besitzt; aber bei allen ist der Ductus incisivus vorhanden, ja sogar weit offen. Wir werden daher eine Reduktion des JACOBSON'schen Knorpels erwarten, ohne Rückbildung des Knorpels des STENSON'schen Ganges.

Nach SPURGAT findet sich allgemein an der Basis des Septum cartilagineum der Processus lateralis inferior septi cartilaginei mit einem Processus anterior sive Cartilago ductus incisivi, einem Processus posterior medialis sive Cartilago paraseptalis oder dem eigentlichen JACOBSON'schen Knorpel und einem Processus posterior lateralis. Diese Knorpel ordnen sich so an, dass der Processus lateralis inferior und die Cartilago ductus incisivi vor, die beiden Processus posteriores hinter dem STENSON'schen Gange zu finden sind; knapp vor demselben hängen alle vier zusammen und bilden das, was HERZFELD den Knotenpunkt, SPURGAT den Knorpelstock (z. B. beim Pferd) genannt hat. Allerdings lässt sich dieser Zusammenhang bei Vespertilionen nicht so wie bei Lemur (s. HERZFELD) auf einem Schnitte erweisen; doch wird der Vergleich von Textfig. 3 und 4 denselben klar machen.

Der Processus lateralis inferior (septi cartilaginei) hängt nur ganz vorn in der Schnauzenspitze, wo er sehr schmal ist, mit dem Septalknorpel zusammen; caudalwärts wird er sehr rasch breiter und ziemlich steil aufgerichtet, wobei er sich vom Septum ablöst (Textfigur 2 und 6). Sein lateraler Rand ragt bis in das Maxilloturbinale hinein und gelangt hier in die Nähe des Randes des dorsalen Nasenknorpels, also desjenigen Theiles desselben, welcher der Cartilago navicularis entspricht. Er nimmt noch etwas weiter caudalwärts U-form an mit hohem lateralem und niederem medialem Schenkel (Textfig. 3). Dann löst sich bei *Vesperugo noctula* der dorsale Theil dieses lateralen Schenkels ab und verbindet sich mit der Cartilago navicularis (*c.r.* in Textfig. 3). Bei *Vesperugo pipistrellus*, *Vespertilio mystacinus* und *Plecotus auritus* findet sich dieser Zusammenhang mit der Cartilago navicularis in ausgedehnterem Maße (Textfig. 6), so dass Querschnitte dieser Region sehr schön den »Annulus cartilagineus nasi« SPURGAT's illustriren.

Die Cartilago ductus incisivi (Textfig. 1, 2, 3 und 6) bildet eine ziemlich ebene Platte, welche nach vorn unten geneigt ist. Die Knorpel der beiden Seiten verbinden sich im ausgewachsenen Zustande bei allen untersuchten Vespertilioniden in der Mittellinie, unterhalb des Septum, und ragen in die mächtig vergrößerte Papilla incisiva (Textfig. 1—4 und 6) hinein, welche den Raum zwischen den Zwischenkiefern, gleichsam als Fortsetzung des Alveolarrandes, ausfüllt, und in deren Bereich die STENSON'schen Gänge münden.

Bei den untersuchten älteren Embryonen von *Vesperugo pipistrellus* ist dieser Knorpel



Frontalschnitt durch die Nasenhöhle von *Vesperugo pipistrellus* vor dem Ductus incisivus. Vergr. 20. *ca.d.i.* Cartilago ductus incisivi, *d.g.l.n.l.* Ductus glandulae nasalis lateralis, *d.n.l.* Ductus nasolacrymalis, *mt.* Maxilloturbinate mit seinen Drüsen, *nt.* Nasoturbinale, *p.i.* Papilla incisiva.

dieser Knorpel durchwegs paarig; die Verbindung in der Medianebene ist also eine sekundäre Bildung. Seiner Funktion nach ist der Knorpel kaum mehr ein Schutzgebilde für den Ductus incisivus, dessen Achse mit der Ebene des Knorpels ungefähr einen Winkel von  $45^\circ$  bildet; er tritt für den medianen Defekt des Alveolarrandes ein und wird zum Stützgebilde der vorhin erwähnten Papilla incisiva. In dieser Papille findet sich bei *Plecotus auritus* noch ein schmales, sa-

gittal gestelltes unpaares Knorpelstäbchen in der Medianebene, welches ventral vom STENSON'schen Knorpel zwischen den beiden Gängen gelagert ist.

Die Cartilago paraseptalis (Textfig. 4 und 5, Taf. I Fig. 1, 4 und 5) besitzt an ihrem ventralen Rande eine Anschwellung. Dieser Knorpel verschmilzt bei *Vesperugo noctula* in seinem caudalen Abschnitte mit dem septalen Knorpel (Textfig. 5). Er wird von allen knorpeligen Theilen des Nasenhöhlenbodens (bei *Vesperugo pipistrellus*) am frühesten, gleich nach dem septalen Knorpel, angelegt und ist bei Embryonen von  $8\frac{1}{2}$  mm Scheitel-Steißlänge schon deutlich als solcher, durchwegs getrennt vom Septalknorpel, zu erkennen, während die übrigen Knorpel noch als bloße Verdichtung des Bindegewebes, allerdings schon sämmtlich von einander gesondert, sich

darstellen. Bei Embryonen von *Vesperugo pipistrellus* besitzt der Paraseptalknorpel in der Nähe seines oralen Endes einen schmalen, dorsal- und oralwärts gerichteten Fortsatz, der später wieder verschwindet. Auf Taf. I Fig. 4 ist dieser Fortsatz (*p.ca.ps*) getroffen; der Schnitt liegt oralwärts von dem Zusammenhange des Fortsatzes mit dem Hauptknorpel. Später liegt an dieser Stelle ein Theil der septalen Drüse.

Die Funktion der *Cartilago paraseptalis* ist mit Rücksicht auf das Fehlen des JACOBSON'schen Organs wohl nur die einer Stütze und Versteifung des knorpeligen Septums.

Das Auftreten dieses Knorpels ohne Bildung eines JACOBSON'schen Organs (bei *Vespertilio murinus*) benutzen DUVAL und GARNAULT als Stütze für die Theorie, dass der gesammte Knorpelapparat im Nasenhöhlenboden bloß ein Stützorgan sei, ganz unabhängig von dem Sinnesorgan. Doch ist dieser Schluss keinesfalls zwingend, da die Vorfahren der Vespertilionen wohl sicher ein JACOBSON'sches Organ besaßen und ein Funktionswechsel des Knorpels sehr gut denkbar ist.

Die *Cartilago posterior lateralis* (Textfig. 4 und 5, Taf. I Fig. 4 und 5 *ca.p.l*) hat bei den Glattnasen eine eigene Bedeutung gewonnen; sie bildet eigentlich den Boden der Nasenhöhle im Bereiche des Ausschnittes des harten Gaumens. Zu diesem Behufe nimmt der Knorpel in geringer Entfernung caudal vom Ductus incisivus eine horizontale Lage ein (Textfig. 5) und verbreitert sich beträchtlich, verschmilzt auch bei *Vesperugo noctula* stellenweise in der Mittellinie mit dem gleichnamigen Knorpel der Gegenseite. Doch ist gerade dieses letztere, anscheinend auf *Vesperugo noctula* beschränkte Verhalten individuellen Variationen unterworfen; bei dem in Taf. I Fig. 1 abgebildeten Präparate fehlt die Verschmelzung. Mit dem Oberkiefer ist dieser Knorpel nicht straff verbunden, die Schnauze also ziemlich beweglich.

Bei Embryonen von *Vesperugo pipistrellus* zeigt sich, dass dieser horizontale Antheil des hinteren lateralen Knorpels in dem schon vorhin erwähnten Stadium ( $8\frac{1}{2}$  mm Scheitel-Steißlänge), in welchem der septale und paraseptale Knorpel bereits als Vorknorpel, die übrigen Knorpel als Bindegewebsverdichtung erscheinen, überhaupt noch nicht angelegt ist. Wenn die septalen und äußeren Knorpel, sowie der septale untere Seitenfortsatz, der paraseptale und STENSON'sche Knorpel bereits als solche histologisch differenzirt sind (Embryo von  $11\frac{1}{4}$  mm Scheitel-Steißlänge), besteht die *Cartilago*



posterior lateralis mit Ausnahme ihres vordersten, vertikalen Theiles noch aus Vorknorpel. Nach SCHWINK's Darstellung bleibt diese horizontale Platte auch in bereits verknorpeltem Zustande bei Embryonen von *Vespertilio murinus* (bis zur Größe von 54 mm Körperlänge) von den übrigen nasalen Knorpeln vollständig isolirt; möglich, dass dieses Verhalten sich bei der genannten Thierspecies zeitlebens erhält. Bei *Vespertilio mystacinus* entspricht das Verhalten dem der ausgewachsenen *Vesperugo*-Arten.

Vielleicht lässt diese gesonderte Genese der horizontalen Platte des hinteren Seitenfortsatzes auch auf eine verschiedene morphologische Werthigkeit schließen. Sie ist in der Phylogenese viel später erworben worden als die anderen Knorpel, zugleich mit der starken Reduktion des Zwischenkiefers.

Der Ductus incisivus (Textfig. 3 und 4 und Taf. I Fig. 2, 4 und 5) ist bei den untersuchten Glattnasen<sup>1</sup>, wie schon erwähnt, weit offen und macht den Eindruck eines funktionirenden Organs. Seine Verlaufsrichtung ist ziemlich genau vertikal, seine untere Hälfte leicht nach vorn und außen abgeknickt. Beim Embryo ist er nach SCHWINK (auch bei dem Objekt der Fig. 4 auf Taf. I, wo er allerdings nicht der ganzen Länge nach getroffen ist) von Epithelmassen erfüllt; Reste derselben finden sich noch bei dem untersuchten Säugling von *Vespertilio mystacinus* (*E* in Fig. 5 auf Taf. I).

Nicht ganz einfach erscheint auf den ersten Blick die Frage des JACOBSON'schen Organs, wie ja schon die verschiedenen Literaturangaben beweisen. DUVAL und GARNAULT behaupten sein Vorkommen für einen reifen Fötus von *Vesperugo pipistrellus*; es wäre aber sehr auffallend, dass gerade nur eine glattnasige Art das Organ besitzen sollte. Nun ist das Querschnittsbild durch die Gegend der Ductus incisivi für *Vesperugo pipistrellus* fast identisch mit dem auf Taf. I Fig. 5 dargestellten Querschnitte aus der Serie von *Vespertilio mystacinus*; und hier wäre es allerdings leicht möglich, den linkerseits vom Septum gelegenen Gang (*d.g.l.s*) für ein JACOBSON'sches Organ zu halten, wie dies offenbar DUVAL und GARNAULT thaten. Doch ist dieser Gang auf der rechten Seite doppelt<sup>2</sup>, mit

<sup>1</sup> *Vespertilio murinus* konnte leider nicht mikroskopisch untersucht werden; bei ihm lässt sich aber der Gang sehr gut mit einer feinen Borste sondiren. Auch ROBIN (26) spricht bei dieser Art von den »pores de JACOBSON« (pag. 26).

<sup>2</sup> Dieser doppelte Drüsengang der rechten Seite war der Grund, warum nicht das strittige Objekt selbst, nämlich *Vesperugo pipistrellus*, sondern *Vespertilio mystacinus* abgebildet wurde.



getrennten Mündungen; und ähnliche Gänge finden sich am Septum noch in größerer Zahl, in sehr verschiedener Entfernung vom Nasenboden. Ein solcher ist in dem gezeichneten Präparate rechterseits, oberhalb der Mitte des Septum, an seiner Mündung getroffen. Nirgends ist an diesen Gängen eine Differenzirung von Sinnesepithel, ein Einstrahlen von Nerven nachzuweisen. Sie bilden die Ausführungsgänge der am Septum liegenden Drüsenläppchen.

Dass nun nicht doch einer dieser Gänge ein JACOBSON'sches Organ in rudimentärem Zustande, mit modificirter Funktion als Drüsengang, vorstelle, sondern dass wir es bloß mit Ausführungsgängen der septalen Drüse zu thun haben, wird außer durch die Mehrzahl, in welcher diese Gänge stets auftreten, durch die Entwicklungsgeschichte bewiesen. Bei keinem meiner Embryonen von *Vesperugo pipistrellus*, also der Form, welche in einem späteren Stadium hauptsächlich ihre Untersucher irregeführt hat, findet sich ein JACOBSON'sches Organ oder auch nur eine Anlage desselben in Form der von GARNAULT (6) beschriebenen Rinne.

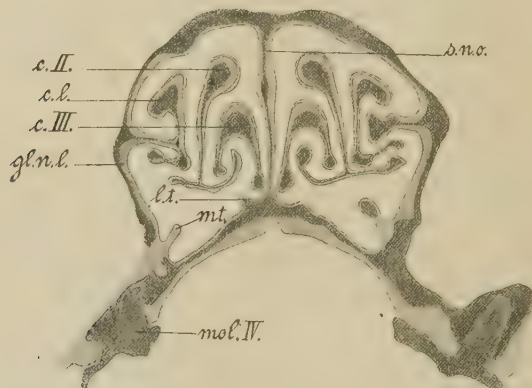
Ja, wie Fig. 4 auf Taf. I (Embryo von 13 mm Scheitel-Steißlänge) beweist, tritt die septale Drüse sogar viel später auf als die anderen Nasendrüsen; während sich im Maxilloturbinale schon Drüsenläppchen (*gl.mt*) finden, fehlen dieselben am Septum noch vollständig. Nach SCHWINK's Zeichnungen bildet sich die septale Drüse bei *Vespertilio murinus* erst bei Embryonen zwischen 36 und 54 mm Körperlänge.

Bei meinen Embryonen von *Vespertilio murinus* (9,3 und 10<sup>1</sup>/<sub>4</sub> mm Scheitel-Steißlänge) finde ich unterhalb der später die septale Drüse enthaltenden Längsfalte am Septum eine Rinne und darunter wieder eine niedrige Leiste; doch wage ich mit Rücksicht auf das geringe Material von nur zwei Embryonen nicht zu entscheiden, ob diese Rinne der von GARNAULT (7) bei der Ratte beschriebenen rinnenförmigen ersten Anlage des JACOBSON'schen Organs entspricht; sie müsste jedenfalls sehr rasch wieder verschwinden. GARNAULT selbst und DUVAL (5) leugnen das Vorkommen einer JACOBSON'schen Rinne bei dieser Species.

Der Nervus nasopalatinus (*n.np* Textfig. 2—5) verläuft, rückwärts der Lamina terminalis des Siebbeins angeschlossen, weiter vorn am Übergange der Scheidewand in den Nasenhöhlenboden, schließlich ventral vom paraseptalen Knorpel, zieht medial am STENSON'schen Gang vorüber und verzweigt sich vor demselben, ventral von der Cartilago ductus incisivi, in der Schleimhaut der Papilla incisiva.

Die Nasenhöhle nimmt bei Glattnasen ungefähr die Hälfte der Länge des Schädels (bei *Vesperugo noctula*  $11/21$ ) ein. In ihr liegen die Siebbeinmuscheln in zwei Reihen (Textfig. 7). In der medialen Reihe findet sich zunächst (Taf. I Fig. 2) ein Rest des Nasoturbinale an der Decke der Nasenhöhle. Derselbe besteht aus einer sagittal gestellten Schleimhautfalte mit Drüsen (s. auch Textfig. 4—6), ohne knorpelige Stützplatte. Diese Falte beginnt ungefähr entsprechend dem vorderen Ende der zweiten Muschel und reicht nach vorn noch etwas über die durch den Ductus incisivus gelegte Frontale hinaus. In ihrer Verlängerung findet sich noch im vordersten Abschnitte der Nasenhöhle eine Schleimhautfalte, welche sehr bald stark lateralwärts abweicht (Textfig. 2); dieselbe scheint aber nicht mehr dem

Fig. 7.



Frontalschnitt durch die Nasenhöhle von *Vesperugo noctula* in der Höhe des vierten Molaris. Vergr. 7.  
*c.I* Concha ethmoidalis lateralis, *c.II, III* Conchae mediales, *gl.n.l* Glandula nasalis lateralis, *lt* Lamina terminalis, *mol.IV* Dens molaris quartus, *mt* Maxilloturbinale, *s.n.o* Septum narium osseum.

Nasoturbinale anzugehören. Die Deutung der ersterwähnten Falte als Nasoturbinale wird dadurch gesichert, dass an ihrem lateralen Abhange wie bei anderen Thieren der Ausführungsgang der lateralen (STENSON'schen oder KANGRO'schen) Nasendrüse verläuft. Dass am Nasoturbinale noch ontogenetisch eine Rückbildung stattfindet, beweist das embryonale Verhalten dieses Drüsenausführungsganges (s. pag. 23).

Von den drei übrigen Muscheln der medialen Reihe (Taf. I Fig. 2) ist die erste die mächtigste, die letzte sehr klein. In der lateralen Reihe findet sich nur eine einzige, relativ große Muschel, die bei den Arten der Gattung *Vesperugo* länger ist als bei *Vespertilio*

(vgl. ALLEN [1]). Sämmtliche Muscheln haften rückwärts an der Lamina cribrosa; bis auf die letzte der medialen Reihe, welche einfach ist, sind sie alle doppelt gewunden. Die Unterschiede zwischen den einzelnen glattnasigen Arten beschränken sich auf die Dicke der einzelnen Muscheln; bei *Vesperugo noctula* sind sie sehr gracil, bei *Plecotus* sehr plump. Die übrigen Arten nehmen eine Mittelstellung ein. Auch reicht bei keiner anderen Art der Stiel der lateralen Muschel an der seitlichen Nasenwand so weit oralwärts wie bei *Vesperugo noctula* (Textfig. 7).

Das Maxilloturbinale (Textfig. 1—7, Taf. I Fig. 2) ist eine sehr lange Muschel, die von dem lateralen Fortsatze der Lamina terminalis bis in den vordersten Antheil der Nasenhöhle zu verfolgen ist. Da die äußere Nasenöffnung seitwärts gerichtet ist, lässt sich diese Muschel, deren vorderer Abschnitt stark verdickt und sehr plump ist, noch über die äußere Nasenöffnung hinaus in deren Decke verfolgen. In ihrem caudalen Abschnitte entbehrt sie streckenweise (Textfig. 7) der Skeletgrundlage. Bei allen Arten ist sie einfach, nur bei *Plecotus* in ihrem mittleren Abschnitte doppelt gewunden.

Der Thränennasengang der Vespertilioniden verhält sich auch im ausgewachsenen Zustande so, wie dies SCHWINK (s. vorn) für ältere *Vespertilio*-Embryonen beschrieben hat. Nur bei dem einen untersuchten Exemplare von *Plecotus auritus* fand sich beiderseits ein Verhalten, wie es meines Wissens noch nirgends in der Thierreihe beobachtet wurde (s. Taf. I Fig. 2).

Bei *Plecotus* mündet der Thränennasengang unterhalb des Maxilloturbinale, caudal von dem vorderen Ende der zweiten Nasenmuschel, 2,05 mm<sup>1</sup> vom lateralen Rande der äußeren Nasenöffnung entfernt. Seine untere Wand setzt sich von da noch auf eine Strecke von 0,1 mm als Leiste an der äußeren Nasenwand fort, so dass der Kanal in eine kurze Rinne übergeht. Dann folgt eine Unterbrechung von 0,22 mm Länge, dann wieder, in der gleichen Höhe, eine oben offene Rinne von 0,35 mm, und von da ab wieder ein geschlossener Kanal von 1,33 mm Länge, dessen topographisches Verhalten vollkommen dem des oralen Stückes des Thränennasenganges anderer Glattnasen entspricht; er liegt zuerst ventral vom Maxilloturbinale, lateral vom Processus lateralis inferior septi, dann in der Nasenmuschel selbst, lateral von ihrem Stützknorpel. Doch fehlt ihm die

<sup>1</sup> Die Zahlen sind aus der Schnittserie unter Berücksichtigung der Schnittdicke berechnet.

bei allen anderen Glattnasen vorhandene ampullenförmige Anschwellung (Textfig. 3, 4 und 6) vor seiner Mündung in das Vestibulum nasi, und, was das Auffallendste ist, es fehlt diese vordere Mündung selbst — der Kanal endigt blind im Maxilloturbinale, knapp hinter der äußeren Nasenöffnung.

Es besteht kaum ein Zweifel, dass hier der gegen die Nasenhöhle vorwachsende Thränennasengang das Epithel der Nasenhöhle nicht erreichte, also die normale Mündung des Ganges niemals hergestellt wurde. Die sekundäre Mündung in die Nasenhöhle erfolgte durch Dehiscenz, da wo der Gang in der Mitte seines Verlaufes auf eine längere Strecke dem Epithel der Nasenhöhle sehr nahe kommt.

Ähnliche Befunde wie den hier geschilderten geben nach WALZBERG (35) der Hund und das Schwein; auch hier ist die vordere Hälfte des Thränennasenganges von der rückwärtigen vollständig isoliert, die funktionierende Mündung liegt ziemlich weit caudalwärts in der Nasenhöhle, unterhalb des Maxilloturbinale. Den entwicklungsgeschichtlichen Nachweis der Zusammengehörigkeit dieser beiden Stücke, der im Laufe der Entwicklung eintretenden sekundären Verklebung des Ganges mit dem Epithel der Nasenhöhle und seiner späteren Dehiscenz hat LEGAL (21) für das Schwein erbracht. Doch kommt in allen beobachteten Fällen die primäre Ausmündung des vorderen Abschnittes des Ganges, oral von den Knorpeln des Maxilloturbinale, zu Stande; nur Plecotus bildet ein Beispiel dafür, dass dieselbe auch unterbleiben kann und der Gang nur mittels seiner sekundären Mündung funktioniert.

Der Sinus frontalis bildet, wie ZUCKERKANDL (37) erwähnt, nur eine seichte Rinne an der Unterfläche des sehr breiten Stirnbeins. In diese Rinne ragt noch der obere Pol des lateralen Riechwulstes. An der lateralen Wand der Nasenhöhle, zwischen lateraler Muschel und Maxilloturbinale, also in der Nische, welche dem Sinus maxillaris entspricht, liegt die mächtige laterale Nasendrüse (STENSON'sche oder KANGRO'sche Drüse, Textfig. 7). Die Drüse erstreckt sich von der Gegend des oralen Endes der zweiten Siebbeinmuschel bis fast an die Lamina cribrosa. Ihre successive Ausdehnung caudalwärts, wie sie im Laufe der Ontogenese erfolgt, beschreibt SCHWINK (s. vorn pag. 6).

Auffallend ist das Verhalten des Ausführungsganges der Drüse. Während dieser im Allgemeinen (beim Schaf, Schwein, Elen und Pferd [KANGRO], beim Maulwurf [MIHALKOVICS], dem Igel, der Katze [SCHWINK] und der Ratte) an der lateralen Fläche des Nasoturbinale,



und zwar entweder an dessen Basis oder nahe der Konvexität mündet, liegt diese Mündung bei den Vespertilioniden oral vom vorderen Ende des Nasoturbinale, und nur in seinem weiteren Verlaufe schließt sich der Gang dem lateralen Abhange des Maxilloturbinale an.

Dieser Befund hängt mit der Reduktion des Nasoturbinale zusammen. Bei jungen Embryonen (*Vespertilio murinus*, 9,3 mm, *Vesperugo pipistrellus*, 7 mm Scheitel-Steißlänge) liegt die Mündung noch am lateralen Abhange der Falte, welche die Anlage des Nasoturbinale bildet; schon kurze Zeit darauf (*Vespertilio murinus*, 10 $\frac{1}{4}$  mm, *Vesperugo pipistrellus*, 8 $\frac{1}{2}$  mm Scheitel-Steißlänge) sieht man die Mündung am oralen Ende der Falte. Offenbar verflachte dieselbe im Laufe der Entwicklung in ihrem vordersten Abschnitte. Der Drüsengang selbst wird, wie dies auch die anderen Beobachter angegeben haben, sofort als hohler Spross angelegt.

Hier mag ferner die septale Drüse nochmals erwähnt werden, deren Ausführungsgänge schon vorstehend (bei der Frage des JACOBSON'schen Organs) beschrieben wurden. Die Drüse selbst scheint bei den einzelnen Arten an Größe etwas zu schwanken. Bei dem Säugling von *Vespertilio mystacinus* (Taf. I Fig. 5) und bei *Plecotus* besteht sie nur aus wenigen Läppchen, bei *Vesperugo noctula* erstreckt sie sich zwar über einen ziemlich großen Theil des Septum (Textfig. 3 bis 5), bildet aber keinen kompakten Körper. Bei *Vesperugo pipistrellus* ist sie relativ am besten entwickelt und bekleidet caudal vom STENSON'schen Gange einen Theil des Septum in geschlossener Lage. Ihrem Baue nach sind diese und die laterale Nasendrüse seröse Drüsen und stehen in ihren Elementen den Speicheldrüsen sehr nahe.

Gehen wir nun auf die Besprechung der Pharynxgebilde ein. An den freien Rand des harten Gaumens setzt sich der ziemlich lange weiche Gaumen an, der zwischen den unteren Kanten der Ossa pterygoidea flach ausgespannt erscheint. (Über das Pterygoid siehe weiter im Text bei *Rhinolophus* und Textfig. 18 und 19.) Der hintere Rand des weichen Gaumens liegt nahe einer durch den vorderen Rand der Hypophyse gelegten Frontalebene (Taf. I Fig. 3); er ist bogenförmig geschweift und geht in die Arcus palato-pharyngei über. Diese verlaufen in derselben Ebene wie das Gaumensegel an der seitlichen Pharynxwand, um ganz nahe der Raphe pharyngis, aber ohne sich gegenseitig zu erreichen, zu endigen. Sie enthalten den ziemlich kräftigen *M. palato-pharyngeus*. Arcus palato-glossi fehlen. In den hinteren Rand des weichen Gaumens ist bei allen Vespertilioniden ein sehr auffallendes Stützgebilde eingeschoben: die

*Cartilago palatina*. Es ist dies ein paariger Knorpel (Taf. I Fig. 1, 7 und 8), dessen mediales Ende in eine ziemlich scharfe Spitze ausgezogen erscheint. In der Medianebene berühren sich diese caudalwärts um 90° abgebogenen Spitzen der Knorpel beider Seiten, ja sie legen sich im Ruhezustande über einander. Bei *Vesperugo noctula* ist der Knorpel selbst annähernd eine dreieckige Platte mit lateralwärts gerichteter Basis, bei den übrigen Arten nähert sich seine Form mehr der eines sanft S-förmig gekrümmten Stabes. Das laterale Ende des Knorpels ist mit der unteren Kante des Os pterygoideum gelenkig verbunden; die Gelenkhöhle mit der Gelenkkapsel ist auf Taf. I Fig. 7 (*cav.a*) dargestellt. Histologisch ist dieser Knorpel mit seinen großen blasigen Zellen, der spärlichen hyalinen Zwischensubstanz und den mit Hämatoxylin stark färbbaren Zell-

Fig. 8.



Weicher Gaumen von *Vesperugo noctula*. Medianer Sagittalschnitt. Vergr. 12. *ca* knorpelige Spitze der Spina nasalis posterior, *ca.p* Spitze der *Cartilago palatina*, *gl.mi* *Glandula mixta*, *gl.mu* *Gland. mucosa*, *mm* Muskeln des weichen Gaumens im Querschnitt, *sp.n.p* Spina nasalis posterior, *t.ph* Tonsilla pharyngea, \* Grenze von Cylinder- und Plattenepithel.

kapseln ein Fettknorpel; in MÜLLER'scher Flüssigkeit konservirt, gestattet er die Färbung des intracellularen Fettes mit Sudan III. Elastische Fasern finden sich nur in seinem Perichondrium.

Ein Sagittalschnitt des weichen Gaumens (Textfig. 8) zeigt sehr deutlich die von RÜCKERT beschriebene Scheidung in eine vordere Pars fibrosa (sive glandularis) und eine caudale Pars muscularis; der Gaumenknorpel gehört der Pars muscularis an. An ihm haften Theile sämtlicher Gaumenmuskeln.

An seinem lateralen unteren Rand, ja theilweise an die Kapsel seines Gelenkes setzt sich der caudale Abschnitt der Sehne des *M. tensor veli palatini* an (Taf. I Fig. 8), während der orale Theil dieser Sehne in die Bindegewebsplatte, welche unter dem dorsalen Epithel

der Pars fibrosa liegt, einstrahlt. Ferner haften an dem Knorpel einzelne Bündel des *M. levator veli* und des *palato-pharyngeus*; der größere Theil dieser Muskeln durchflieht sich innig caudal vom Knorpel mit den Muskeln der Gegenseite. Hier sind (Taf. I Fig. 8) fast nur quergetroffene Muskelbündel am Sagittalschnitt zu sehen; nur an der ventralen Fläche, wo die Muskeln etwas über den Knorpel oralwärts hinausreichen, finden sich auch einzelne längsverlaufende Bündel als Rudiment eines *Musc. azygos veli* (*M. medialis veli* nach KOSTANECKI [20]). Die Ursprungsverhältnisse der Gaumenmuskulatur sollen weiter im Text im Zusammenhang mit der Tube besprochen werden.

Die Bewegungen des Gaumenknorpels scheinen nun nach dem Baue des Gelenkes in erster Linie um eine horizontal-sagittale Achse zu erfolgen, also die Bewegung des Gaumensegels gegen das Dach des Nasopharynx zu reguliren. Für diese Bewegung sind der *Musc. tensor* und *levator veli* fast reine Antagonisten; der erstere sucht den Knorpel um die Kante des *Pterygoides* nach abwärts zu schlagen, der zweite zieht ihn schief nach hinten und aufwärts. Doch dürfte auch vielleicht eine Art Rotation des Knorpels, die bei der Schlaffheit seiner Gelenkkapsel wohl denkbar erscheint, und eine Annäherung des freien Randes des Gaumensegels an die hintere Pharynxwand möglich sein (s. den letzten Abschnitt pag. 70); für diese Bewegungen wären dann der *Musc. palato-pharyngeus* und der (allerdings rudimentäre) *Azygos* als Antagonisten aufzufassen.

In dem vorderen Abschnitte des Gaumensegels finden sich außer einer stärkeren bindegewebigen Lamelle je unter dem dorsalen und ventralen Schleimhautblatte nur Drüsen, und zwar, ähnlich den von SCHAFFER (29) für den Menschen ausführlich beschriebenen Verhältnissen, Drüsen von zweierlei Art: Schleim- und gemischte Drüsen (Taf. I Fig. 7 und 8 und Textfig. 8). Die ersteren bilden die Hauptmasse des Drüsenkörpers; sie bestehen aus relativ großen Drüsenschläuchen mit deutlichem Lumen, in welchem Schleim nachweisbar ist. Die Zellen besitzen deutliche Grenzen, die platten Kerne liegen sämtlich peripher. Die Ausführungsgänge dieser reinen Schleimdrüsen münden sämtlich an der ventralen Seite; ihr cylindrisches Epithel lässt sich stellenweise (ähnlich den Befunden SCHAFFER's) eine Strecke weit in das geschichtete Pflasterepithel hinein verfolgen. In den Schleimzellen lässt sich mit Pikrinsublimat und ZENKER'scher Flüssigkeit nur ein Wabenwerk fixiren, das keine Schleimreaktion giebt; die eigentliche Schleimfärbung mit DELAFIELD's Hämatoxylin

oder P. MAYER's Chloraluminium-Gemischen gelingt nur nach Fixirung in MÜLLER'scher Flüssigkeit. Die gemischte Drüse bildet einen kleinen, dicht am Gaumenknorpel gelegenen kompakten Körper; sämtliche Zellen, welche sie zusammensetzen, sind eben so wie die ganzen Acini viel kleiner als in der reinen Schleimdrüse. Ein Lumen ist in diesen gemischten Acinis nicht nachweisbar; doch sind scharfe Zellgrenzen vorhanden. Die Kerne sind rund und liegen im peripheren Drittel der Zelle. Schleimzellen und seröse Zellen scheinen neben einander im selben Acinus vorzukommen. Die Ausführungsgänge dieser Drüse münden sämtlich an der Dorsalfläche des weichen Gaumens.

Die elastischen Fasern bilden im weichen Gaumen überall Netze unter dem Epithel; außerdem erstrecken sie sich in die Bindegewebsblätter, welche, schräg von der ventralen Fläche caudalwärts aufsteigend, die Drüsen in einzelne Schichten zerlegen, entsprechend den in Textfig. 8 gezeichneten Linien in den Drüsenkörpern.

Das Epithel des Gaumensegels ist ventralerseits geschichtetes Pflasterepithel, dorsal mehrreihiges, flimmerndes Cyliinderepithel; die Grenze (\*) liegt im abschüssigen Theil der Dorsalfläche, wo diese dem Gaumenknorpel am nächsten kommt.

Unterhalb der Hypophyse ist die hintere Pharynxwand an die Schädelbasis angeheftet. Der Raum, welcher zwischen ihr und der Wirbelsäule verbleibt, wird von einem Fettkörper (*c.a* in Fig. 3 auf Taf. I) eingenommen, der sich in die Furche zwischen den beiden *Mm. longi capitis* einlagert. Dieser Fettkörper ist in seinem histologischen Baue durchaus identisch mit dem großen Fettkörper am Nacken, zwischen den Schulterblättern, also Winterschlafdrüsengewebe.

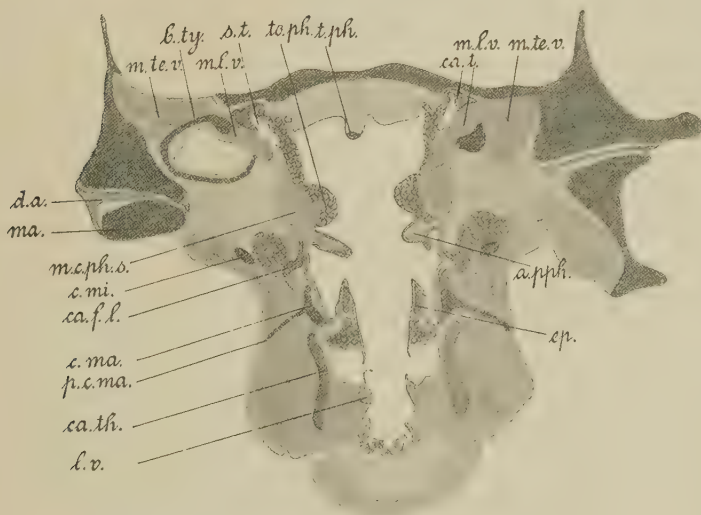
An der hinteren Pharynxwand finden sich zu beiden Seiten der Mittellinie bei allen Arten halbkugelförmig vorragende Gebilde (*Tori pharyngei*, *to.ph* in Fig. 3 auf Taf. I und Textfig. 9), welche einer starken Anhäufung von reinen Schleimdrüsen von demselben Baue wie im Gaumensegel ihre Entstehung verdanken. Sie werden beim Embryo verhältnismäßig frühzeitig angelegt (Embryo von  $11\frac{1}{3}$  mm bei *Vesperugo pipistrellus*). Die Wülste liegen medial von dem sehr kräftigen *M. constrictor pharyngis superior* (*pterygo-pharyngeus*), der sie jedenfalls bis zur Berührung zu nähern im Stande ist. Ihre Bedeutung liegt vielleicht darin, dass sie im Verschlussmechanismus des Nasopharynx beim Schlingakt eine Rolle spielen (pag. 70).

Im Cavum nasopharyngeum finden wir auch das Ostium pharyngeum tubae. Der von RÜDINGER entdeckte Luftsack reicht bis



an dasselbe heran; die Tubenmündung hat daher die Form eines langgezogenen, rechtwinkelig abgeknickten Spaltes (Taf. I Fig. 3 und Textfig. 23). Dieser Luftsack ist bei allen Vespertilioniden medialwärts gerichtet (Textfig. 9)<sup>1</sup>; in den verschiedenen Serien, die mir zu Gebote stehen, ist er bald offen, bald zusammengefallen. Eine eigene Muskulatur besitzt der Sack nicht; doch dürften die verschiedenen Kontraktionszustände des Levator veli palatini, der knapp an seinem Boden vorbeizieht, einen Einfluss auf das Lumen besitzen.

Fig. 9.



Frontalschnitt durch den Luftsack der Tube von *Vesperugo noctula*. Vergr. 8. *a.p.ph* Arcus palatopharyngeus, *b.ty* Bulla tympanica, *c.ma* Cornu majus, *c.mi* Cornu minus ossis hyoidei, *ca.t* Cartilago tubae auditione, *ca.f.l* Cartilago faucium lateralis, *ca.th* Cartilago thyreoidea, *d.a* Discus articularis, *ep* Epiglottis, *lv* Ligamentum vocale, *m.c.ph.s* Musc. constrictor pharyngis superior, *m.l.v* Musc. levator veli palatini, *m.te.v* Musc. tensor veli, *ma* Mandibula, *p.c.ma* Processus (lateralis) cornus majoris (hyoidei), *t.ph* Tonsilla pharyngea, *to.ph* Torus pharyngeus, *s.t* Saccus tubarius.

An dem Knorpel der Tube ist vor Allem auffallend, dass die laterale Platte viel länger und mächtiger entwickelt ist wie die mediale, welche hakenförmig eingerollt ist — ein Verhalten, durch welches die Vespertilioniden, wie es scheint, ganz isolirt dastehen.

<sup>1</sup> Für diese Figur wurde ein Schnitt von *Vesperugo* und nicht von dem von RÜDINGER untersuchten *Vespertilio murinus* gewählt, weil das von mir untersuchte *Vespertilio*-Exemplar wenig gut erhalten war; doch stimmen die Verhältnisse vollkommen mit *Vesperugo* überein. Über RÜDINGER's und PETER's abweichende Angaben vgl. pag. 9.

Die Rhinolophiden nähern sich ihnen in so fern, als bei ihnen das relative Längenverhältnis der beiden Platten in verschiedenen Abschnitten der Tube wechselt (siehe pag. 46). Aber schon die Makrochiropteren schließen sich diesbezüglich den anderen Säugern an und besitzen eine nur kurze laterale Knorpelwand (KOSTANECKI [20]).

Diese laterale Platte ist fast in ihrem ganzen Verlaufe mit der Schädelbasis bindegewebig verlöthet. Oralwärts reicht sie nicht unbeträchtlich über die pharyngeale Tubenmündung hinaus (ca. 0,8 mm bei *Vesperugo noctula*) und liegt hier, dorsal vom hinteren Rande des Gaumensegels, der medialen Fläche des Pterygoides an (Taf. I Fig. 6). Caudalwärts erstreckt sie sich noch in das Dach der Paukenhöhle.

Die hakenförmig umgebogene mediale Platte beginnt an der pharyngealen Mündung der Tube und erstreckt sich gleichfalls bis in die Paukenhöhle. Die vom Tubenhaken umschlossene Sicherheitsröhre wird gegen die Paukenhöhle immer weiter, bis sich der ganze Knorpel fast vollständig streckt; gleichzeitig nimmt der Querschnitt des Luftsackes fortwährend ab.

Auch zur knorpeligen Tube gewinnen die Muskeln des weichen Gaumens keine direkte Beziehung; offenbar hängt dies mit der Anheftung der lateralen Knorpelplatte an die Schädelbasis zusammen.

Der *M. tensor veli palatini*, dessen Insertion am Gaumenknorpel vorstehend beschrieben wurde, ist ein relativ sehr mächtiger Muskel (Textfig. 9 und 23), der lateral von der Tube an der Schädelbasis haftet; sein Ursprungsbezirk erstreckt sich noch oberhalb der *Bulla tympanica* bis an die mediale Seite des Gelenkfortsatzes für den Unterkiefer. Einzelne Fasern mögen allerdings am Rande der lateralen Knorpelplatte haften; doch sind sie kaum von Bedeutung. Eine Verbindung von *Tensor veli* und *Tensor tympani*, wie sie KOSTANECKI (19), der als Erster den *Tensor veli* auch für Chiropteren nachgewiesen hat, bei *Pteropus* beschreibt, fehlt bei *Vespertilioniden*.

Der *Levator veli palatini* verläuft vom Gaumensegel schräg nach hinten und oben, knapp am *Hamulus pterygoideus* vorbei und ist hier nur schwer von dem *M. pterygopharyngeus*, der am *Hamulus* entspringt (*M. constrictor pharyngis superior*), zu trennen. Schließlich haftet er am Felsenbein und der *Bulla tympanica*. Die nahe Beziehung zwischen den beiden letztgenannten Muskeln ist von KOSTANECKI (20) auch bei anderen Thieren beobachtet worden; sie bildet eine wesentliche Stütze seiner Theorie, wonach der *M. levator veli* aus dem *M. cephalo-pharyngeus* abzuleiten ist.

Die Epiglottis, die faserknorpelig und von zahlreichen Schleimdrüsen durchsetzt ist, besitzt einen kräftigen M. hyo- und glossoepiglotticus. Sie liegt bei allen meinen Präparaten von Vespertilioniden (im Gegensatze zu ROBIN's und RÜCKERT's Befunden) unterhalb des weichen Gaumens auf dem Zungenrücken (Taf. I Fig. 3; s. darüber pag. 70). Sie ist an ihrer Basis deutlich paarig wie bei Rhinolophus.

Zu beiden Seiten des Kehlkopfeinganges liegen dann die paarigen Fauces, deren Querschnittsfläche eine verhältnismäßig geringe ist (s. Textfig. 9). Dieselben scheinen also ungeeignet, größere Bissen passieren zu lassen. (Über den Schlingakt s. pag. 70.)

Unter der Schleimhaut der Seitenwand der Fauces, unterhalb des Musc. constrictor pharyngis superior, liegt eine starke sehnartige Platte, die sich zum großen Zungenbeinhorn begiebt; in dieselbe ist ein Knorpel (Textfig. 9 *ca.f.l*) eingeschaltet, der wahrscheinlich zusammen mit der Aponeurose die Fauces offen zu halten bestimmt ist. Dieselbe Funktion übernimmt etwas weiter caudalwärts das große Zungenbeinhorn selbst und noch weiter caudal das obere Schildknorpelhorn, welches sehr breit und plattenförmig entwickelt ist und mit seinem dorsalen, hakenförmig umgebogenen Ende bis in den Arcus palato-pharyngeus hineinreicht.

Von den Tonsillen ist die Pharynxtonsille (Taf. I Fig. 3 und 6 und Textfig. 23) durch KILLIAN's Beschreibung (s. vorn) fast erledigt. Ihr Verhalten bei *Vesperugo serotinus* und *Plecotus auritus* ist dem bei *Vespertilio murinus* vollständig entsprechend. Bei *Vesperugo noctula* und *pipistrellus* und *Vespertilio mystacinus* finde ich in so fern eine Abweichung von dem beschriebenen Typus, als das ade-noide Gewebe nach vorn doch die Sphenobasilarregion überschreitet und sich noch eine kurze Strecke weit an den Seitenflächen des Vomer in den hinteren Nasenraum fortsetzt. Auch finde ich bei *Vesperugo noctula* (Taf. I Fig. 6) die Andeutung eines Keimcentrums.

KILLIAN fand ferner, dass bei *Vespertilio murinus* keine Rachentasche vorkomme; und in gleicher Weise verhalten sich alle übrigen untersuchten Vespertilioniden mit Ausnahme von *Vesperugo noctula*.

Bei allen drei diesbezüglich mikroskopisch untersuchten Exemplaren fand sich ein Organ, das wohl als ein Rudiment der Bursa pharyngea aufzufassen ist. Ungefähr in einer Frontalebene mit dem Gaumenknorpel liegt innerhalb der Rachentonsille in der Medianebene ein in seinem Anfange von geschichtetem, flimmerndem Cy-linderepithel ausgekleideter Gang (Taf. I Fig. 6), der in ganz leicht caudalwärts gekrümmtem Verlaufe bis an den Knochen reicht und



mit dessen Periost innig zusammenhängt. Der Knochen besitzt eine seichte Vertiefung (s. Figur) und in einem Falle sogar eine Art kurzen Knochenkanals zur Aufnahme der Spitze des Ganges. In den Gang münden ein oder zwei kleine Schleimdrüsenacini — also eine Zahl, welche in keinem Verhältnisse zu den Dimensionen des Ganges steht. Derselbe ist bei allen drei Exemplaren nur in der Einzahl, stets an derselben Stelle vorhanden; seine Mündung ist als Punkt auch makroskopisch stets auf der Rachentonsille zu finden. Die Schleimdrüsen, welche die Tonsille fast ihrer ganzen Länge nach begleiten, münden ihrer Hauptmasse nach weit seitlich aus (s. Figur *d.gl*). Bei keiner anderen Fledermaus finden sich ähnliche mediane Schleimdrüsen. Auf Grund dieser Argumente halte ich meine Deutung des Ganges für gerechtfertigt, obwohl das histologische Bild eher das einer Schleimdrüse mit ihrem Ausführungsgang ist. Wahrscheinlich ist hier wieder nur das Organ Dank seiner geänderten Funktion erhalten geblieben.

Die Gaumentonsille liegt, wie dies schon KILLIAN, ohne es zu beschreiben, abgebildet hat, ungefähr in einer durch den caudalen Rand des Velum palatinum gelegten Frontalebene an der Seitenwand der Fauces (s. Textfig. 23). Sie ist von relativ nur geringer Größe.

## B. Rhinolophidae.

Über die einheimischen phyllorhinen Arten sind die Angaben in der Litteratur viel spärlicher.

Gute Abbildungen des Schädels der großen Hufeisennase, an denen nur ein Detail am Zwischenkiefer richtig zu stellen wäre, giebt BLASIUS (1b), der auch die eigenthümliche Ausbildung des Zwischenkiefers im Texte erwähnt.

GIEBEL (10) fertigt den Zwischenkiefer mit einer ganz kurzen Bemerkung ab.

DUVAL und GARNAULT (5) leugnen das Vorkommen eines JACOBSON'schen Organs und STENSON'schen Ganges bei *Rhinolophus ferrum equinum*, ja sogar die Anlage des ersteren im Embryonalstadium. Sie behaupten, dass der STENSON'sche Gang zwar angelegt werde, aber in sehr frühem Embryonalleben zu Grunde gehe. Auch hier kann ich diesen Angaben keineswegs beistimmen.

Ferner erwähnt BLASIUS, dass diese Formen eine eigenthümliche Kopfhaltung einnehmen, ein Umstand, der noch ausführlicher (s. den topographischen Abschnitt) gewürdigt werden soll.

Die Nasenhöhle von *Rhinolophus ferro-equinum* hat ALLEN (1) beschrieben und abgebildet; doch ist die Abbildung ziemlich mangelhaft, und auch die Beschreibung stimmt nicht ganz mit meinem Befunde. Sie lautet folgendermaßen: »Das erste Ektoturbinale gebogen, lang, so weit reichend als die Ebene des vorderen Randes des ersten Molaris. Das erste und zweite Endoturbinale sind horizontal, einfach, ohne einander zu berühren. Sie besitzen keine Verzweigungen und sind nicht eingerollt. Sie ragen nicht über den vomeralen Theil der Lamina transversa (= terminalis) hinaus. Die dem Schädellinneren zugekehrte Oberfläche (sc. des Siebbeins) ist im Bereiche der Siebplatte leicht gebläht. Der ektoturbinale Theil fehlt. Der undurchbohrte Abschnitt ist überhaupt kaum aufgeworfen.« An meinen Objekten ist die Muschelzahl durchwegs größer; über eine laterale Reihe siehe den Text.

Ausführlicher hat ZUCKERKANDL (37) eine andere verwandte exotische Form behandelt, den Vampyr, dessen Nasenhöhle manche Ähnlichkeiten mit der unserer einheimischen Arten besitzt; daher soll diese Beschreibung hier Platz finden.

». . . . Der hintere Nasenraum zeichnet sich durch besondere Länge aus. Die Riechwülste stehen in zwei Reihen, von denen die mediale fünf Riechwülste enthält. Das Nasoturbinale, welches mit seinem vorderen Ende die äußere Nasenöffnung erreicht, ist in seinen oberen zwei Dritttheilen vollständig atrophisch. Das untere Drittel ist hingegen zu einem großen Wulste entwickelt. Der zweite Riechwulst weicht von der typischen Pyramidenform nicht ab. Der dritte und vierte, die kleinsten unter allen, bilden kurze und schmale Wülstchen. Der fünfte Riechwulst stellt eine längliche, bikonkave Anschwellung dar. Die Nasenmuschel gehört zu den einfach gewundenen Muscheln. Der Sinus sphenoidalis bildet eine geräumige Nische. Vom Sinus frontalis ist die Pars nasalis vorhanden und mit Riechwülsten ausgefüllt. Der Sinus maxillaris stellt eine relativ geräumige Cavität dar.«

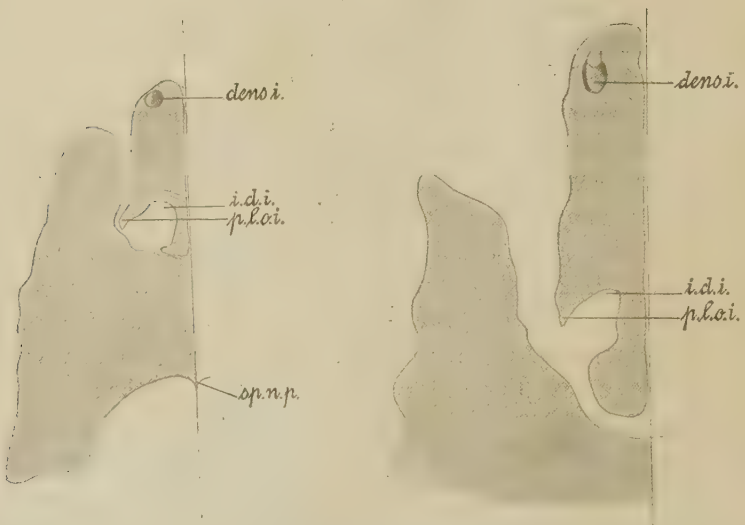
Aus der beigegebenen Abbildung eines sagittal durchschnittenen Vampyrschädels erhellt, dass die Eingangs erwähnte Länge des hinteren Nasenraumes auf Rechnung der sehr weit nach vorn reichenden Lamina terminalis des Siebbeins zu setzen ist, dass aber dieser Raum caudalwärts lange nicht so weit reicht als das Siebbein. Denn die Basis dieses Raumes, der harte Gaumen, ist relativ kurz — Verhältnisse, wie wir sie bei *Rhinolophus* wiederfinden werden.

Bei den Rhinolophiden<sup>1</sup> liegen die Verhältnisse folgendermaßen:

Der harte Gaumen besitzt auch hier an seinem oralen Rande einen tiefen, nach vorn konkaven Ausschnitt (Textfig. 10); doch ist in denselben der Zwischenkiefer eingefügt.

Die Zwischenkiefer, die nur je einen Schneidezahn tragen (BLASIUS), sind lange platte Knochen, die in der Mitte dünn, an ihren beiden Rändern wulstig aufgeworfen und verstärkt sind (s. die Querschnittsform in Textfig. 12). Ihr Körper tritt hinter ihrem Gaumenfortsatz ganz zurück; ein Processus nasalis fehlt überhaupt. Am

Fig. 10 und 10 a.



Konstruktion des Zwischenkiefers von *Rhinolophus hipposideros* (Fig. 10) und *Rh. ferrum equinum* (Fig. 10 a) aus Frontalserien. Vergr. 10. *dens.i* Dens incisivus, *i.d.i* Incisura ductus incisivi, *p.l.o.i* Processus lateralis ossis incisivi, *sp.n.p* Spina nasalis posterior.

lateralen Rande besitzt der Zwischenkiefer einen tiefen, nach vorn konvexen Ausschnitt, der zum Durchtritte des Ductus incisivus dient und folglich dem Foramen incisivum entspricht; er mag Incisura ductus incisivi heißen. (Eigentlich müsste man, wie von einem Foramen incisivum, hier von einer Incisura incisiva sprechen.) Die

<sup>1</sup> Die beiden von mir untersuchten Arten, *Rhinolophus hipposideros* und *ferrum equinum* (kleine und große Hufeisennase) differieren fast nur in ihrer Größe; daher gilt die folgende Darstellung für beide Arten. Unterschiede sollen besonders hervorgehoben werden.



laterale Begrenzung des Ausschnittes wird durch den *Processus lateralis ossis incisivi* (s. auch Textfig. 13) gebildet. Mit dem Oberkiefer ist der Zwischenkiefer durch eine straffe Bindegewebslamelle verbunden, welche von seinem lateralen Rande abgeht (Textfig. 12 bis 15); in der Mittellinie verbinden sich beide Zwischenkiefer gleichfalls durch straffes Bindegewebe (s. auch Taf. II Fig. 13). Bei *Rhinolophus hipposideros* ist der Zwischenkiefer auf der Dorsalseite des weichen Gaumens eingefügt, bei *Rh. ferrum equinum* erreicht er denselben nicht ganz.

Am hinteren Rande zeigt der harte Gaumen gleichfalls einen tiefen Ausschnitt (Textfig. 10 und Taf. II Fig. 12, wo die Zahnreihe caudalwärts über den eingezeichneten Querschnitt des harten Gaumens hinausragt); er ist also relativ sehr kurz, der Boden der Nasenhöhle stark reducirt.

Dorsal wird die knöcherne Begrenzung der Nasenhöhle von den Stirn- und Nasenbeinen gebildet, die als ziemlich starke Knochenplatte über den vorderen Rand der Gaumenplatte des Oberkiefers noch etwas hinausragen (Textfig. 11 und 15). Dabei schließen die Nasenbeine in der Mittellinie vollkommen an einander. An die Stirnbeine schließt dann die *Lamina cribrosa*, die hier geknickt erscheint (Taf. II Fig. 11), so dass sie in ihrer vorderen oberen Hälfte fast horizontal, in der unteren fast frontal steht.

An die *Lamina cribrosa* schließt wieder die *Lamina terminalis*, die hier eine besonders große Ausdehnung gewonnen hat (Taf. II Fig. 12 und Textfig. 17); sie reicht oralwärts fast bis in eine durch die Mitte des harten Gaumens gelegte Frontale. Entsprechend dem Dache des hinteren Nasenraumes besitzt sie jederseits nur einen ganz seichten Ausschnitt.

Weit vorn an der *Lamina terminalis* haftet der Vomer (Taf. II Fig. 11), der vom Keilbeinkörper durch einen beträchtlichen Zwischenraum getrennt bleibt. Wie bei *Vespertilionen* haftet er auch am harten Gaumen nicht bis zu dessen hinterem Rande, sondern lässt eine *Spina nasalis posterior* frei. Die Choanen (das hintere Ende des hinteren Nasenraumes) liegen damit nicht unbeträchtlich vor der durch den frontalen Theil der *Lamina cribrosa* gelegten Ebene; der Abstand beider Ebenen beträgt bei beiden Arten der Hufeisennasen (trotz der Verschiedenheit der Körpergröße) ungefähr  $1\frac{1}{2}$  mm. Dadurch wird der größte Theil der *Lamina terminalis* in das Dach des Nasopharyngealraumes aufgenommen, und der hintere Nasenraum wird in seiner craniocaudalen Ausdehnung so reducirt, dass nur die

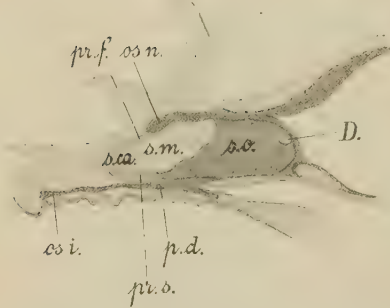
vergleichende Anatomie seine besondere Erwähnung rechtfertigt; eigentlich ist er nichts Anderes als die Choane.

Zu dieser Reduktion des hinteren gesellt sich eine geringe Ausdehnung des vorderen Nasenraumes in der Längsrichtung, da die Nasenhöhle nur knapp neben dem Septum, und auch da nur wenig die Grenze von Ober- und Zwischenkiefer überschreitet. Doch ist der vordere Nasenraum in seinen übrigen Dimensionen ziemlich geräumig.

Das Septum narium (Textfig. 11) reicht nach vorn nicht einmal bis zur Mitte des Zwischenkiefers. Sein knöcherner Theil, die Lamina perpendicularis des Siebbeins, endet mit schräg nach vorn unten absteigendem Rande.

In ihr können sich vereinzelte, von einer Bindegewebsmembran verschlossene Defekte (*D*) finden. An diesen knöchernen Theil des Septums schließt der membranöse, der eine nicht unbeträchtliche Ausdehnung besitzt; in ihm können vereinzelte Knorpel- und Knochenherde auftreten (s. Textfigur 15). Der vordere Abschnitt des Septums wird vom Knorpel gebildet; dieser entsendet einen Processus frontalis (Textfig. 11 und 15) weit unter die Nasen- und Stirnbeine und einen Processus sphenoidalis zur Lamina

Fig. 11.



Nasenscheidewand von *Rhinolophus hipposideros*.  
Vergr. 6. *D* Defekt des knöchernen Septum (in-  
konstant), *os i* Os incisivum, *os n* Os nasale, *p.d*  
Palatum durum, *pr.f* Processus frontalis, *pr.s*  
Processus sphenoidalis septi cartilaginei, *s.c.a*  
Septum cartilagineum, *s.m* Septum membranace-  
um, *s.o* Septum osseum.

perpendicularis des Siebbeins.

Das Verhalten der seitlichen Anthelle des knorpeligen Nasenskelettes hängt eng zusammen mit der eigenthümlichen Bildung der äußeren Nase. Die äußeren Nasenöffnungen liegen verhältnismäßig weit aus einander und nicht an der Spitze der Schnauze, sondern ziemlich weit von derselben entfernt (ca. 3 mm bei *Rhinolophus hipposideros*, ca. 4 mm bei *Rh. ferrum equinum*). Dabei sind sie unter einer tiefen Hautfalte verborgen (s. Taf. II Fig. 11), die von dem sogenannten Längsskamme des Nasenaufsatzes (BLASIUS) abzweigt. Vor ihnen liegt die breit ausladende Oberlippe mit dem Hufeisen.

Im Hufeisen liegt eine paarige Knorpelplatte, die mit dem

Fig. 12.

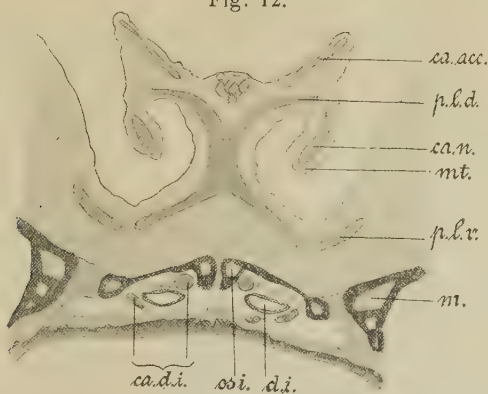
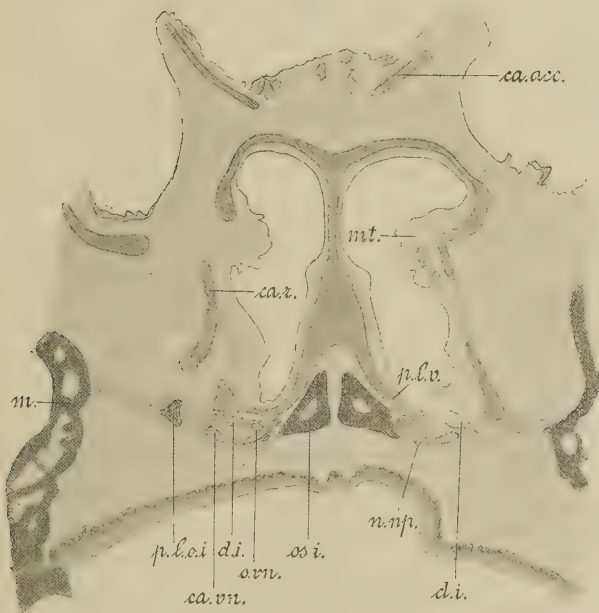


Fig. 13.



Frontalschnitte durch die Nase von *Rhinolophus hipposideros* (Fig. 12) und *Rhinolophus ferrum equinum* (Fig. 13). Fig. 12. Schnitt knapp vor der äußeren Nasenöffnung. Fig. 13 durch die Einmündung des Ductus incisivus in die Nasenhöhle (rechterseits). Vergr. 20. Fig. 12 ist der 77. Schnitt, Fig. 13 entspricht dem 109. Schnitt der *Rhinolophus hipposideros*-Serie. *ca. acc.* Cartilago accessoria, *ca. d. i.* Cartilago ductus incisivi, *ca. n.* Cartilago navicularis, *ca. v. n.* Cartilago vomero-nasalis, *ca. r.* Cartilago reuniens (zwischen oberem und unterem Septalfortsatz), *d. i.* Ductus incisivus, *m.* Maxilla, *mt.* Maxilloturbinale, *n. n. p.* Nervus nasopalatinus, *o. v. n.* Organon vomeronasale (Jacobsonii), *osi.* Os incisivum, *p. l. d.* Processus lateralis dorsalis septi cartilaginei, *p. l. v.* Processus lateralis ventralis septi cartilaginei.

Für Fig. 13 wurde *Rhinolophus ferrum equinum* mit Rücksicht auf die Publikation DUVAR's und GARNAUT's (5) gewählt.



System der übrigen Knorpel nicht zusammenhängt. Die übrigen Nasenknorpel aber bilden wieder ein Ganzes. Das Septum cartilagineum besitzt wieder dorsale und ventrale Seitenfortsätze; an seinem vorderen Rande, zwischen den äußeren Nasenöffnungen, theilt es sich in zwei sagittale Platten und bildet mit den Seitenfortsätzen zwei halbmondförmige oder genauer **SC**-förmige Lamellen, die den Naseneingang umgreifen. An ihren Rändern finden sich (Textfig. 12) Cartilagineae accessoriae für die Deckfalten der Naseneingänge, die aber sämmtlich mit dem Septum knorpelig zusammenhängen. Der Processus lateralis dorsalis bildet auch die Grundlage des vorderen Abschnittes des Maxilloturbinale (Textfig. 13 rechterseits), enthält also auch die Cartilago navicularis SPURGAT's. Nur im vordersten Theile der Nasenmuschel (Textfig. 12) und gegen das caudale Ende des knorpeligen Nasenskelettes (Textfig. 14) wird diese Cartilago navicularis selbständig. Entsprechend der Kürze des Septum cartilagineum ist der ganze dorsale Seitenfortsatz kurz; er erstreckt sich nur wenig unter den Rand des Nasenbeins, erreicht also nicht die Länge des Processus frontalis septi (Textfig. 15). Mit den Knorpeln des Nasenbodens, dem Processus lateralis ventralis septi, geht er kurz vor der Mündung des STENSON'schen Ganges in die Nasenhöhle eine knorpelige Verbindung ein (Cartilago reuniens, *car* in Textfig. 13).

Der Betrachtung der basalen Nasenknorpel sei vorausgeschickt, dass die Rhinolphiden einen offenen STENSON'schen Gang und ein deutliches, wenn auch offenbar in Rückbildung begriffenes JACOBSON'sches Organ besitzen. Da die Zwischenkiefer vorn den harten Gaumen ergänzen, haben die Knorpel nicht jene Bedeutung als Stützgebilde, die sie bei Vespertilioniden erlangt haben; und thatsächlich sind sie auch viel schwächer entwickelt. In das alte HERZFELD'sche Schema lassen sich die Knorpel überhaupt kaum einfügen; nach der SPURGAT'schen Terminologie gelingt dies besser, obwohl, wie noch auszuführen sein wird, die Verhältnisse sich auch dem SPURGAT'schen Schema nicht ganz fügen.

Wir können der ganzen Länge des Septum cartilagineum entsprechend einen Processus lateralis ventralis unterscheiden, welcher dorsal vom Zwischenkiefer liegt (Textfig. 12—15) und schließlich zu beiden Seiten des Vomer endigt. Nur in seinem caudalsten Abschnitte tritt er mit dem zweiten Knorpel des Nasenbodens in Verbindung.

Für den STENSON'schen Gang und das JACOBSON'sche Organ exisirt nämlich nur ein einziger langer Knorpel, der zunächst ventral

vom Zwischenkiefer liegt, wobei er den STENSON'schen Gang von der dorsalen Seite her deckt und mit einem Fortsatze von außen

Fig. 14.

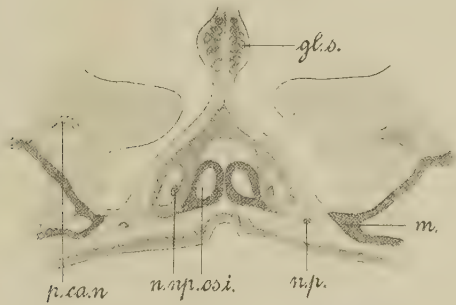
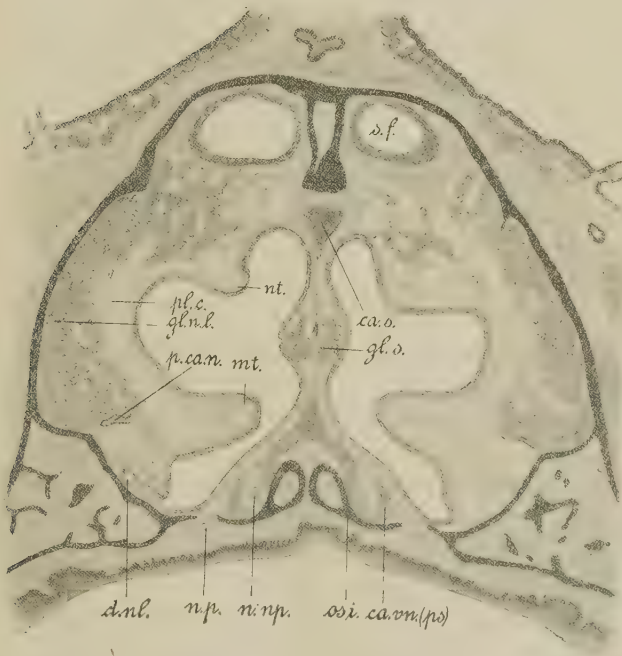


Fig. 15.



Frontalschnitte durch die Nasenhöhle von *Rhinolophus hipposideros*. Vergr. 20. Fig. 14. Schnitt durch das geschlossene Knorpelrohr des Organon vomeronasale. Fig. 15 durch die Einmündung des Thränennasenganges. 129. und 131. Schnitt der Serie. *ca.vn.(ps)* Cartilago vomeronasalis (paraseptalis), *ca.s* Cartilago septalis (Processus frontalis), *dnl* Ductus nasolacrymalis, *gln.l* Glandula nasalis lateralis, *gls* Glandula septalis, *mt* Maxilloturbinale, *n.npr* Nervus nasopalatinus, *n.p* Nervus palatinus, *nt* Nasoturbinale, *osi* Os incisivum, *p.can* Processus (posterior) cartilaginis navicularis, *pl.c* Plexus cavernosus (venosus), *s.f* Sinus frontalis.

her umfasst (Cartilago ductus incisivi, Textfig. 12). Allmählich gelangt der Knorpel an die mediale und schließlich, im Bereiche der Incisura ductus incisivi (Textfig. 13), an die ventrale Seite des Ganges, um sich hier dem JACOBSON'schen Organe anzuschließen und, dem Zwischenkiefer jetzt aufgelagert (Cartilago vomeronasalis, Taf. II Fig. 13), das Organ von der ventralen Seite her zu umfassen. Hier verbindet er sich (bei *Rhinolophus ferrum equinum* noch im Bereiche des JACOBSON'schen Organs, Taf. II Fig. 13, bei *Rh. hipposideros* erst caudal davon, Textfig. 14) zuerst mit seinem medialen, dann auch mit seinem lateralen Rande mit dem breit ausladenden ventralen Seitenfortsatze des Septum, so dass streckenweise ein geschlossenes Knorpelrohr entsteht. Noch weiter caudalwärts (Textfig. 15) entfällt dann die Decke dieses Rohres, die Knorpelrinne steht durch ein sanft geschweiftes Stück, den Rest des ventralen Seitenfortsatzes, in kontinuierlicher Verbindung mit dem Septum.

Hier fällt zunächst das Fehlen eines Processus posterior lateralis auf, der bei Vespertilioniden eine so große Bedeutung als Ergänzung des Gaumens besitzt; ferner die Unabhängigkeit der Cartilago ductus incisivi und vomeronasalis vom Septum und seinem Fortsatze. Es giebt keinen »Knotenpunkt« der Knorpel im Sinne HERZFELD's; statt einer einfachen Cartilago paraseptalis (SPURGAT) finden wir im Bereiche des JACOBSON'schen Organs zwei wohl charakterisirte, gesonderte Knorpel, den ventralen Seitenfortsatz und den Vomeronasalknorpel, den man hier wohl einen Sinnesknorpel nennen könnte. Erst durch die Verbindung der beiden an ihren caudalen Enden entsteht ein Gebilde, welches der Cartilago paraseptalis anderer Thiere gleicht, aber zum Unterschied von derselben mit dem Septum erst am caudalen Ende zusammenhängt.

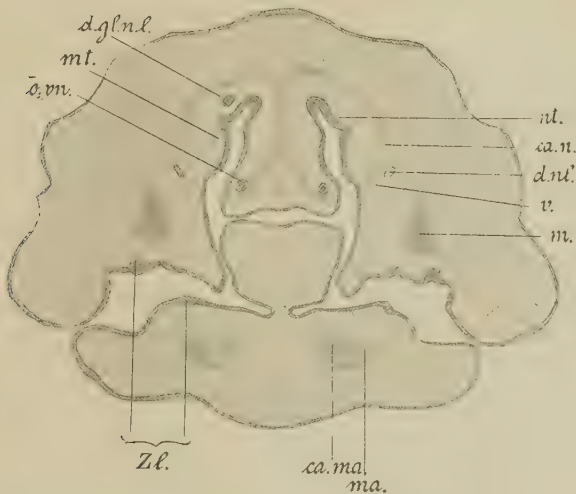
Zu diesen Knorpeln kommt endlich bei Rhinolophiden (ähnlich wie bei *Plecotus auritus*) noch ein kurzes unpaares, median gelagertes Knorpelplättchen, welches in sagittaler Stellung unterhalb der Naht der Zwischenkiefer an deren oralem Ende, zwischen den Ursprüngen der Ductus incisivi, gelegen ist.

Der Ductus incisivus ist von beträchtlicher Länge. Er senkt sich knapp hinter dem Schneidezahne in die Gaumenschleimhaut ein, verläuft dann horizontal caudalwärts und mündet im lateralen unteren Winkel der Nasenhöhle, ventral vom vorderen Abschnitte des Maxilloturbinale (Textfig. 13). In der Incisura ductus incisivi des Zwischenkiefers geht von ihm der JACOBSON'sche Gang ab, der nach kurzem Verlaufe endigt. Dieser Gang ist bei *Rhinolophus ferrum equinum*



(Taf. II Fig. 13) im Querschnitt fast kreisrund, bei *Rhinolophus hipposideros* dorsoventral zusammengedrückt, bei beiden aber durchwegs von gleichartigem, mehrreihigem Cylinderepithel ohne Andeutung eines Sinnesepithels ausgekleidet. Bei *Rhinolophus ferrum equinum* ist der Gang da, wo er in der vorhin erwähnten geschlossenen Knorpelröhre liegt, von adenoidem Gewebe umgeben, dessen Zellen stellenweise das Epithel durchsetzen (s. die Abbildung). Ein Sinnesnerv für das Organ fehlt beiden Arten. An der ventralen Seite des Organs verläuft der *N. nasopalatinus*, der sich weiter oralwärts wieder

Fig. 16.



Frontalschnitt durch die Nasenhöhle eines Embryo von *Rhinolophus hipposideros* von  $7\frac{1}{4}$  mm Scheitel-Steißlänge. Vergr. 40. *ca.ma* Cartilago mandibularis, *ca.n* Cartilago navicularis, *d.gl.n.l* Ductus glandulae nasalis lateralis (caudales Ende), *d.nl* Ductus nasolacrymalis, *m* Maxilla, *ma* Mandibula, *mt* Maxilloturbinale, *nl* Nasoturbinale, *o.v.n* Organon vomeronasale, *v* Vene, *Zl* Zahnleiste.

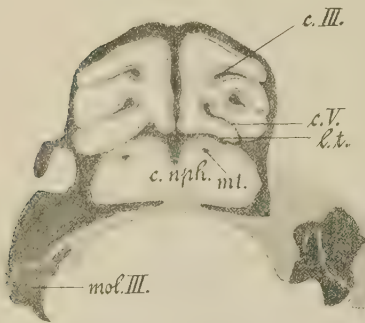
der medialen Seite des Ductus incisivus anschließt, um schließlich distal von demselben sich in der Gaumenschleimhaut zu verzweigen.

Auch beim Embryo lässt sich das JACOBSON'sche Organ schon in sehr frühen Stadien nachweisen, lange bevor sich Drüsen bilden. Bei einem Embryo von  $7\frac{1}{4}$  mm Scheitel-Steißlänge (Textfig. 16), der noch eine vollkommene Gaumenspalte besitzt, mündet das Organ knapp hinter dem oralen Rande dieser Spalte, also entsprechend der Stelle, die später zum Ductus incisivus wird. Die Knorpel der Nase befinden sich bei diesem Embryo noch im Stadium des Vorknorpels; der vomeronasale (JACOBSON'sche) Knorpel ist in seiner ganzen Ausdehnung in direktem Zusammenhange mit dem Processus

lateralis inferior septi. Es muss also später eine Trennung der beiden Knorpel eintreten, die nur im caudalsten Abschnitte unterbleibt. Von der Cartilago ductus incisivi ist in diesem Stadium noch nichts zu sehen.

DUVAL und GARNAULT erwähnen von den Knorpeln des Nasenbodens bloß den Processus lateralis inferior septi, den sie ganz richtig als einfachen Fortsatz des septalen Knorpels bezeichnen, ohne weitere Funktion als die eines Stützgebildes.

Die Nasenhöhle betreffend, wurde bereits erwähnt, dass vorderer und hinterer Nasenraum stark reducirt erscheinen. Der obere Nasenraum ist der längste und geräumigste; er erstreckt sich dorsal vom Nasopharyngealraum und enthält das Siebbeinlabyrinth (Taf. II Fig. 11 und 12).



Frontalschnitt durch die Nasenhöhle von *Rhinolophus ferrum equinum* in der Höhe des dritten Molaris. Vergr. 7. *c.nph.* Cavum nasopharyngeum, *c. III*—*V* Conchae ethmoidales, *l. t.* Lamina terminalis, *mol. III* Dens molaris tertius, *mt* Maxilloturbinale.

Von Siebbeinmuscheln haben wir, das rudimentäre Nasoturbinale mitgerechnet, sechs zu unterscheiden. Von diesen ist die dritte die größte, die zweite und vierte sind die kleinsten. Diese letzteren zwei Muscheln ragen nicht so weit gegen das Septum vor als die übrigen; vielleicht ist wenigstens in der zweiten, oberhalb des Einganges in den Sinus maxillaris gelagerten Muschel ein Rudiment einer

lateralen Muschelreihe zu suchen (s. die Abbildung). Sollte sich diese Vermuthung bestätigen, dann würde die Nasenhöhle der Rhinolophiden in Bezug auf die Muscheln mit dem Vampyr (s. ZUCKERKANDL) übereinstimmen, der fünf Muscheln der medialen Reihe, von denen die zweite die mächtigste ist, und eine laterale Muschelreihe besitzt. Die Muscheln sind sehr einfach gebaut (s. Textfig. 17); es sind am freien Rande kolbig verdickte Platten, deren knöcherne Grundlage nur an den Enden mit der Wand zusammenhängt.

Die erste der Muscheln, das Nasoturbinale (Taf. II Fig. 12 und Textfig. 15), ist wieder nur in ihrem vordersten Antheile erhalten, und auch hier nur als bloße Schleimhautfalte ohne Stützgerüst. Auch hier wird die Deutung dieser kurzen Falte, welche ventral vom Sinus frontalis liegt, durch das Verhalten des Ausführungsganges der

lateralen Nasendrüse ermöglicht; dieser mündet hier wirklich am lateralen Abhange der Falte, allerdings an ihrem oralen Ende, da, wo sie bereits im Verstreichen begriffen ist. Die Mündung liegt bei *Rhinolophus hipposideros* in einer Frontalebene mit dem nasalen Ende des Ductus incisivus, bei *Rh. ferrum equinum* etwas caudal davon; die Entfernung vom lateralen Rande der äußeren Nasenöffnung beträgt 0,8 resp. 1,5 mm.

Komplicirt ist der Bau des Maxilloturbinale (Taf. II Fig. 12 und Textfig. 12, 13, 15, 17). Dasselbe besteht aus zwei Theilen. Der vordere bildet einen in das Vestibulum nasi vorspringenden Wulst; er besitzt eine knorpelige Grundlage. Der caudale, knöcherne Theil haftet am Oberkiefer und sendet einen Fortsatz zur Lamina terminalis; seine Ursprungslamelle bildet die laterale Wand des Sinus maxillaris. Zwischen den beiden Theilen wird die Verbindung durch eine Spange hergestellt, welche vom caudalen Ende der Cartilago navicularis (resp. dem ihr entsprechenden Theile des oberen Seitenfortsatzes) abgeht (Proc. posterior cartilaginis navicularis, Textfig. 15). Diese Spange verläuft zunächst knorpelig unter der sehr dicken Schleimhaut, die caudal von der Mündung des Thränennasenganges glatt darüber hinwegzieht, und setzt sich dann (bei *Rhinolophus hipposideros* mit einem kurzen bindegewebigen Zwischenstück, bei der großen Hufeisennase direkt) in ein schmales Knochenblättchen fort, welches in der medialen Wand der Kieferhöhle aufwärts zur Wurzel des Maxilloturbinale zieht.

Der vordere Abschnitt der Nasenmuschel, der wieder als dorsale Begrenzung der äußeren Nasenöffnung endet (Textfig. 12), trägt noch den vordersten Abschnitt der lateralen Nasendrüse und ein sehr mächtiges venöses Schwellgewebe, dessen caudaler Theil in Textfig. 15 dargestellt ist. An die Cartilago navicularis setzen sich quergestreifte Muskelbündel an, die theils lateralwärts verlaufen und an der Außenfläche des Oberkiefers inseriren, theils dorsalwärts emporziehen und nach Durchkreuzung mit den Fasern der Gegenseite an den Cartilagine accessoriae der Nasenaufsätze endigen. Dadurch wird der vordere Abschnitt des Maxilloturbinale zu einem Apparate, der einerseits im Stande ist, durch Füllung des Schwellgewebes die äußere Nasenöffnung zu verengen, ja vielleicht ganz zu schließen, und andererseits durch die Aktion der Muskulatur, die hier als Dilatator nasi wirkt, den Eingang in die Nasenhöhle zu erweitern.

Der caudale Abschnitt des Maxilloturbinale ist eine einfach gewundene Muschel mit schmalem Stiele, die einen kurzen, stumpfen



vorderen Fortsatz und einen langen, dünnen, im Querschnitt ovalen hinteren Fortsatz trägt; der letztere ragt weit in den Nasopharyngealraum hinein (s. auch Textfig. 17).

Endlich findet sich noch knapp hinter dem Ursprunge dieses caudalen Abschnittes des Maxilloturbinale eine zahnartige, nach abwärts gerichtete Knochenplatte (\* auf Taf. II Fig. 12); dieselbe entspringt von der Haftfalte der dritten, wie erwähnt größten Siebbeinmuschel, da, wo dieselbe an die Lamina terminalis herantritt. Sie kommt an die mediale Seite des caudalen Fortsatzes des Maxilloturbinale zu liegen; ihr Stiel ist von dem der Nasenmuschel in Frontalserien nicht zu trennen. Ihre Deutung ist unsicher; möglich, dass sie einem dritten, selbständig gewordenen Abschnitte des Maxilloturbinale entspricht. Vielleicht ist sie aber mit den Schlingenbildungen der Siebbeinmuscheln, die ZUCKERKANDL (33) bei einzelnen Carnivoren und den Pinnipediern beschrieben hat, zu vergleichen und würde dann einen ventralen Abschnitt des großen dritten Riechwulstes darstellen.

Von den Sinus ist der Sinus maxillaris ziemlich gut entwickelt, der Sinus frontalis ein kleines Grübchen. In keinem von beiden Theilen finden sich Riechwülste. Der Sinus sphenoidalis fehlt überhaupt.

Im Sinus maxillaris liegt wieder die mächtige laterale Nasendrüse, die sich aber, wie erwähnt, weit ventral- und oralwärts bis auf den vorderen Abschnitt des Maxilloturbinale erstreckt (Textfig. 15) und auch einen Fortsatz unter die Schleimhaut des Sinus frontalis schiebt.

Histologisch von gleichem Baue wie die laterale ist die — allerdings viel kleinere — septale Nasendrüse (Textfig. 14 und 15). Dieselbe liegt wieder in einer sagittal verlaufenden Schleimhautfalte, aber nicht wie bei Vespertilioniden, nahe dem Nasenhöhlenboden, sondern etwa in der Mitte des Septum, dorsal und caudal vom JACOBSON'schen Organ.

Entsprechend dem caudalen Ende des vorderen Theiles des Maxilloturbinale mündet der Thränennasengang (Textfig. 15) knapp am Boden der Nasenhöhle. Dahin gelangt er unterhalb des Processus posterior cartilaginis navicularis. Die Mündung liegt ziemlich weit caudal vom Ductus incisivus und vom JACOBSON'schen Organe. Vergleichen wir damit das Querschnittsbild vom Embryo (Textfig. 16), so erhellt daraus, dass die Mündung beim erwachsenen Rhinolophus nur eine sekundäre sein kann und ein Stück des Ganges von ihr aus oralwärts zu Grunde gegangen sein muss. Doch

sind von diesem Theile beim erwachsenen Thiere keine Rudimente mehr nachweisbar.

Am hinteren Rande der Lamina terminalis des Siebbeins, unterhalb des Riechlappens, finden wir auf dem medianen Sagittalschnitt (Taf. II Fig. 11) den Querschnitt einer Portion des *Musc. pterygoideus externus*, der sich in der Medianebene mit dem gleichartigen Bündel der Gegenseite sehnig verbindet. Es hängt dies mit der mächtigen Entfaltung der Kaumuskulatur zusammen; und diese können wir (für den *Musc. pterygoideus externus*) bei den Chiropteren schrittweise verfolgen.

Der *M. pterygoideus externus* haftet in der Fossa pterygoidea am Keilbeinkörper und der lateralen Fläche des *Os pterygoideum*. Bei *Vespertilio murinus* (Textfigur 18) und eben so bei *Plecotus auritus* und *Vesperugo serotinus* ist der Muskel verhältnismäßig am schwächsten entwickelt; das (vordere) Keilbein ist niedrig und breit, die an seiner Seitenfläche angehefteten *Ossa pterygoidea* lassen für den Muskel nur einen schmalen Raum übrig. Bei *Vesperugo noctula* (Textfig. 19) erstreckt sich vom Keilbeinkörper eine dünne Knochenplatte nach

abwärts, an deren Unterrand sich die *Pterygoidea* fixiren; eine Mittelstellung nimmt *Vesperugo pipistrellus* ein, bei dem der Keilbeinkörper etwa doppelt so hoch als breit ist. Bei *Rhinolophus* endlich haftet das *Pterygoid* nur mehr mit seinem vorderen und hinteren Ende am Keilbein; in seinem mittleren Abschnitte (Taf. II Fig. 14) ist es von der Schädelbasis durch den Muskel gänzlich abgedrängt

Fig. 18.

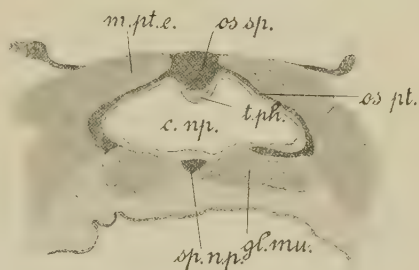
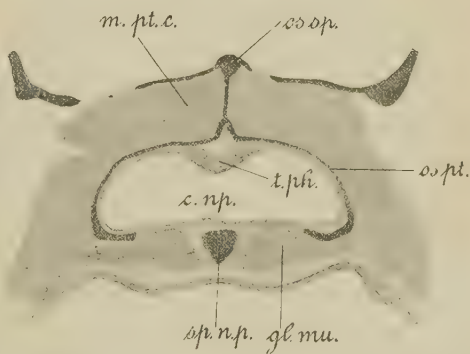


Fig. 19.



Frontalschnitte durch das Keilbein von *Vespertilio murinus* (Fig. 18) und *Vesperugo noctula* (Fig. 19). Vergr. 10. *c.np.* Cavum nasopharyngeum, *gl.mu.* Glandulae mucosae, *m.pt.e.* *Musc. pterygoideus externus*, *os.pt.* *Os pterygoideum*, *os.sp.* *Os sphenoidale*, *sp.n.p.* *Spina nasalis posterior*, *t.ph.* *Tonsilla pharyngea*.

Vgl. damit Taf. II Fig. 14 (*Rhinolophus*).

worden und mit derselben nur mehr durch eine sehr dünne sehnenartige Platte verbunden.

Dieser Process lässt sich bei *Rhinolophus* auch ontologisch verfolgen. Noch bei einem 2—3 Wochen alten Säugling haften die *Pterygoidea* ganz ähnlich wie bei *Vespertilio* an dem Keilbeinkörper, der im Verhältnis zu seiner späteren Form viel mächtiger und plumper ist; erst mit zunehmender Entfaltung der Kaumuskulatur gewinnt dieselbe ausgedehntere Haftflächen, und es entspringt dann so zu sagen der Muskel der einen Seite an dem der anderen.

Der weiche Gaumen ist verhältnismäßig sehr lang, sein hinterer Rand konkav. Die Eintheilung des Gaumensegels in eine *Pars fibrosa* (*glandularis*) und *muscularis* ist hier nicht recht durchführbar, da in seiner ganzen Ausdehnung die Muskulatur einen ziemlich bedeutenden Theil des Querschnittes einnimmt. Von seiner ventralen Fläche aus lassen sich ungefähr in seiner Mitte deutliche *Arcus palatoglossi*, die auch ROBIN (26) erwähnt, mit oralwärts gerichteter Kante zu den Seitenwänden der Mundhöhle verfolgen.

Im Gaumensegel liegt auch bei *Rhinolophiden* ein Knorpel (Taf. II Fig. 11, 12 und 14); derselbe ist aber unpaar, in der Mitte unterhalb des dorsalen Schleimhautblattes gelegen und nimmt etwa die caudale Hälfte des Gaumensegels ein. Oralwärts ist diese dünne Knorpelplatte breiter als hinten; ihre größte Längs- und Breitendimension beträgt bei *Rhinolophus hipposideros* gleicherweise ungefähr 14 mm. Sie wird vielfach von Drüsen eingebuchtet und durchsetzt, und namentlich in ihrem oralen Abschnitte werden einzelne kleinere Knorpelbezirke gänzlich abgesprengt. Ihr histologischer Bau stimmt vollständig mit dem der *Rhinolophidenepiglottis* überein; sie ist also ein hyaliner Fettknorpel, dessen Perichondrium zahlreiche elastische Fasern enthält.

Drüsen finden sich in der ganzen Ausdehnung des weichen Gaumens in großer Menge; es sind durchwegs reine Schleimdrüsen, deren Ausführungsgänge fast sämmtlich an der ventralen Seite münden; nur einzelne *Acini* münden dorsal.

Das Epithel des Gaumensegels ist wieder auf der ventralen Seite geschichtetes Plattenepithel, dorsal mehrreihiges flimmerndes Cylinderepithel; die Grenze der beiden liegt im caudalen Theile der dorsalen Fläche, ungefähr an dem äußersten Punkte, den die *Epiglottis* noch zu erreichen vermag.

Von den Muskeln im Gaumensegel ist wohl der *Musc. medialis veli* (KOSTANECKI), der hier den Namen *M. azygos veli* mit Recht



trüge, da beim erwachsenen Thiere eine Scheidung in zwei Hälften nirgends zu sehen ist, der stärkste. Er entspringt sehnig von der Spina nasalis posterior, die einen kleinen knorpeligen Aufsatz trägt, und verläuft, der ventralen Schleimhaut aufgelagert, caudalwärts, um sich in dem Muskelfasergewirr des caudalen Abschnittes zu verlieren.

In diesem Abschnitte durchflechten sich wieder der Levator veli und der Palatopharyngeus auf das innigste. Am Rande des Gaumensegels trennen sich die beiden; und zwar liegt der Levator hier weiter oralwärts als der Palatopharyngeus. Der erstere gewinnt in der Nähe des Hamulus pterygoideus wieder nahe Beziehungen zu dem hier entspringenden M. pterygopharyngeus (constrictor pharyngis superior; zwischen beiden Muskeln ist streckenweise auch mikroskopisch eine Grenze kaum zu sehen) und inserirt dann ausschließlich an einer Knochenspange resp. der sie fortsetzenden Fascie, welche am ventralen Rande der lateralen Knorpelplatte der Tube liegt. Diese Knochenspange (Processus tubarius bullae tympanicae, *b.p.ty* Textfig. 20 und Taf. II Fig. 17) ist ein Fortsatz der Bulla tympanica, der an deren oralem Ende entspringt und in seiner ganzen Ausdehnung mit dem Tubenknorpel innig verwachsen ist. Da derselbe jedenfalls mit Rücksicht auf seinen kleinen Querschnitt ziemlich elastisch ist, das Tubenlumen schief nach abwärts und außen gerichtet ist und der Muskel nach innen und unten zieht, so dürfte er als Compressor tubae wirken können.

Der Tensor veli palatini entspringt auf einem ziemlich ausgedehnten Bezirke von der ventralen Fläche des Keilbeins und der lateralen Tubenwand (Taf. II Fig. 17), bildet dann einen ziemlich dicken Muskelbauch (Textfig. 24) und geht in eine starke Sehne über, die sich um den Hamulus pterygoideus herumschlingt (Taf. II Fig. 14) und dann theils in das Bindegewebsblatt, welches unter der dorsalen Schleimhaut des weichen Gaumens liegt, theils in den lateralen Rand des Gaumenknorpels einstrahlt. Seiner Wirkung nach ist der Muskel einerseits Spanner des Gaumensegels, andererseits aber wohl sicher auch ein Dilatator tubae.

Der kräftige M. palatopharyngeus verläuft im Arcus palatopharyngeus (s. pag. 46).

Die Tube selbst unterscheidet sich in mancher Beziehung von der der Vespertilioniden. Auch hier erstreckt sich der laterale Schenkel des Tubenknorpels weiter oralwärts als der mediale; doch reicht er nicht bis an die durch den caudalen Rand des Gaumensegels

gelegte Frontalebene. Sobald das Tubenlumen auf dem Frontalschnitte geschlossen erscheint, wird auch die mediale Platte des Tubenknorpels höher als die laterale (Taf. II Fig. 17); beide Platten besitzen verdickte, wulstige ventrale Ränder. An der Umbiegungsstelle schließen die beiden Platten eine kleine Sicherheitsröhre ein. Weiter lateral- und caudalwärts aber wird dann der laterale Schenkel (Textfig. 20) wieder länger als der mediale; gegen die Paukenhöhle öffnet sich der Winkel, und schließlich liegen die Ausläufer der beiden Platten, die sich zuerst trennen und dann wieder vereinigen, im Dache der Paukenhöhle, wo sie sich mit der Bulla tympanica verbinden. Von ihrer dorsalen Seite entspringt der *M. tensor tympani*, der wie bei *Pteropus* (KOSTANECKI [20]) durch eine dünne Sehne mit dem *Tensor veli palatini* zusammenhängt.

Der Luftsack der Tube ist viel kleiner als bei *Vespertilioniden*. An der pharyngealen Mündung (Taf. II Fig. 11 und 12) und überhaupt in seinem medialen Abschnitte (Taf. II Fig. 17) ist er medialwärts gerichtet, dann ventralwärts, dann, sobald die laterale Knorpelplatte länger wird (dorsal von der Bursa pharyngea), lateralwärts (Textfig. 20). Drüsen münden in ihn nur in geringer Zahl; es sind sämtlich Schleimdrüsen. Muskelfasern haften an dem Sacke nicht.

Mit dem weichen Gaumen nimmt auch der Nasopharyngealraum eine beträchtliche Länge an; doch reicht er lange nicht bis an die Wirbelsäule, da die hintere Pharynxwand noch am vorderen Keilbeinkörper, ventral von dem Corpus striatum des Gehirns, angeheftet ist (Taf. II Fig. 11).

In den Nasopharyngealraum ist bei allen meinen Präparaten, auch wenn der Kopf nach dem Tode zur Erleichterung mikroskopischer Injektion (von der Aorta aus) maximal gestreckt wurde, der gesammte Aditus ad laryngem ziemlich tief eingeschoben (Taf. II Fig. 11). Der freie Rand des weichen Gaumens und die *Arcus palatopharyngei*, die an der hinteren Pharynxwand sich verbinden, umgreifen den Kehlkopfeingang ringsum. Mit ihrem freien Rande sind die *Arcus* abwärts gerichtet (Taf. III Fig. 18 und Textfig. 24) und vermögen klappenartig durch Anlagerung an den Kehlkopf den Nasopharynx abzuschließen. Die beiden *Mm. palatopharyngei* durchflechten sich wie im Gaumensegel auch hinten in dem Verbindungsstück der *Arcus* und bilden einen geschlossenen Sphinkter.

Seitlich von dieser Ringfalte findet sich dann eine geräumige Ausbuchtung der seitlichen Pharynxwand, in der häufig Speisereste

zu finden sind, die Fauces (Textfig. 24). Die Nahrung ist gezwungen, ihren Weg um den Kehlkopfseingang herum zu nehmen.

In dieser seitlichen Ausbuchtung liegt die Gaumentonsille, die hier ihren Namen wohl kaum mehr mit Recht führt, da sie nicht unbeträchtlich hinter dem caudalen Rande des weichen Gaumens, weit entfernt von den Arcus palatoglossi, gelagert ist.

In der Seitenwand der Fauces finden wir wieder einen sehr kräftig entwickelten Bandapparat, der als Fortsetzung des Ligamentum thyreo-hyoideum laterale vom oberen Schildknorpelhorn und dem großen Zungenbeinhorn ausgeht, als kräftiger, im Querschnitt runder, sehniger Strang (Ligamentum thyreo-hyo-pharyngeum, Textfig. 24) oralwärts zieht und sich in Fascienblätter um die Gaumentonsille, den ihr benachbarten Drüsenkörper und den Musc. constrictor pharyngis superior und palatopharyngeus auflöst, um schließlich theils am Hamulus pterygoideus, theils an der medialen Fläche des Pterygoids und selbst an der ventralen Fläche der lateralen Tubenknorpelplatte zu haften. Trotz seines relativ sehr großen Querschnittes scheint dieser Apparat Muskelfasern nicht zum Ursprunge zu dienen, sondern nur den Kehlkopf oralwärts zu fixiren und in so fern für die Offenhaltung der später zu beschreibenden Bursa pharyngea von Wichtigkeit zu sein.

Der Aditus ad laryngem, gegen den der Arcus palatopharyngeus durch die Muskulatur angepresst wird, ist für diesen Zweck besonders geeignet. Er ist ungefähr kreisrund und quer auf die Achse des Kehlkopfes gestellt. In seiner ganzen Ausdehnung besitzt er eine knorpelige Stütze; denn die Epiglottis, deren freier Rand nahezu einen geschlossenen Ring bildet, reicht dorsalwärts bis an die Spitze des Gießbeckenknorpels heran, berührt ihn sogar an einer Stelle. Die beiden Arytänoidknorpel scheinen in der Medianebene mit ihren Processus posteriores verschmolzen zu sein; wenigstens ist es in einigen Serien auf etwa drei Schnitten (zu  $20\ \mu$ ) nicht möglich, in dem median gelegenen Knorpelgewebe eine Trennungslinie zu sehen (Textfig. 20); und in allen Fällen findet sich an dieser Stelle ein gemeinsames Perichondrium für beide Knorpel.

Die Epiglottis besteht aus hyalinem Fettknorpel. GEGENBAUR (9) hat diese hyaline Epiglottis von *Rhinolophus hipposideros* neben der der *Monotremen* als Beispiele eines primären Verhaltens des Organs angeführt. SYMINGTON (33) hat in jüngster Zeit gegen diese Angaben über *Monotremen* Widerspruch erhoben und behauptet, dass die Epiglottis derselben schon bei Färbung mit Pikrinsäure-



Säurefuchsin-Essigsäure, besonders aber deutlich mit Orcein elastische Fasern erkennen lasse. Da nun der elastische Knorpel nach SPULER (Über Bau und Entstehung des elastischen Knorpels. Sitzungsber. der phys.-med. Soc. in Erlangen. 1895) eine eigenthümliche, von der des Hyalinknorpels verschiedene Genese hat, so bestreitet SYMINGTON die morphologische Gleichwerthigkeit beider Knorpelarten und greift damit GEGENBAUR's Hypothese über die Bildung der Epiglottis aus dem Kiemenskelet an. Mit Rücksicht darauf war es nun interessant, auch die zweite Stütze der GEGENBAUR'schen Anschauung, Rhinolphus, mittels der Orceinmethode, die zur Zeit, als GEGENBAUR's Abhandlung erschien, noch kaum bekannt war, zu untersuchen<sup>1</sup>.

Da ergibt sich, dass die Epiglottis auch mit dieser Färbung niemals elastische Fasern zeigt. Im Jugendzustand besteht sie aus gewöhnlichem Hyalinknorpel, später aus einer Abart desselben, aus Fettknorpel, in welchem sich der dünne protoplasmatische Wandbeleg der Zellräume mit Orcein ziemlich intensiv färbt, während die Grundsubstanz ganz hell bleibt<sup>2</sup>. Selbst wenn also die Epiglottis der Monotremen elastischer Knorpel ist, so fällt doch mit dem Nachweise auch nur einer hyalinen Säugerepiglottis SYMINGTON's Einwand gegen GEGENBAUR's Theorie; denn dass die Epiglottis der Rhinolphiden der anderer Säuger nicht homolog sei, ist wohl undenkbar.

Was die näheren Details des Aufbaues der Epiglottis betrifft, so finden wir bei GEGENBAUR ausführliche Angaben. Er hebt hervor, dass der freie Theil und namentlich der Rand keine Durchwucherung von Drüsen zeigt, dass dagegen die Hauptmasse des Knorpels geradezu in Fragmente aufgelöst wird, zwischen denen die von der ventralen Seite her eingedrungenen Drüsen liegen. »Weiter abwärts folgt dann eine Stelle, an welcher dieser Knorpel jederseits durch ein symmetrisch gelagertes, aus ihm fortgesetztes Knorpelstück vertreten ist, so dass also der eigentliche Basaltheil wieder paarig sich darstellt.« GEGENBAUR erwähnt weiterhin außer dem

<sup>1</sup> Nach GÖPPERT (10 a) besteht auch die Epiglottis von *Stenops tardigradus* und *gracilis* nur aus Hyalinknorpel. »Elastische Fasern fehlten bei ihm gänzlich. Nur durch die spärliche Entfaltung seiner Intercellularsubstanz unterschied er sich von dem Knorpelgewebe der Arynoiden.« Doch sagt GÖPPERT nichts über die Methode, nach welcher obiger Befund gewonnen wurde. Das verbesserte Orceinverfahren UNNA's wurde erst 1895 veröffentlicht.

<sup>2</sup> Dasselbe Resultat ergibt die Färbung mit WEIGERT's Fuchsin-Resorcin (Centralblatt für allgemeine Pathologie und path. Anatomie. 1898).

Fehlen aller elastischen Fasern das Fehlen eines deutlichen Perichondriums an den fragmentirten Theilen des Knorpels und schließt die Besprechung der Rhinolophidenepiglottis mit den Worten: »Der Epiglottisknorpel hat seine Rolle zum großen Theile ausgespielt, bleibt geweblich auf der primären Stufe, unter Verlust der Einheitlichkeit und Selbständigkeit — ein rückgebildetes Organ.« Dem wäre nur hinzuzufügen, dass diese Sätze sich offenbar nur auf den Körper, nicht auf die Randpartien der Epiglottis beziehen, welche als Schutz des Kehlkopfeinganges, als Stützorgan für den Beginn des Respirationstraktes, an den die *Mm. palatopharyngei* sphinkterartig sich anpressen, für das Thier jedenfalls unentbehrlich sind. Diese Randpartien besitzen auch ein deutliches Perichondrium mit reichlichen elastischen Fasern; sie besitzen einen ziemlich kräftigen *M. hyoepiglotticus*. Knapp vor der Epiglottis befindet sich ein beträchtlicher cavernöser Blutraum (Taf. III Fig. 18), den die Sehne des *Hyoepiglotticus* durchsetzt; vielleicht hat dieses cavernöse Gewebe auch eine Bedeutung als Stütze des Randtheiles der Epiglottis, mit Rücksicht auf die jedenfalls mangelhafte Stützfunktion der Epiglottisbasis.

### C. Topographie des Chiropterenpharynx.

#### Retropharyngealraum und Wirbelsäule.

Bevor wir zur Besprechung des Retropharyngealraumes der Rhinolophiden übergehen, ist es nothwendig, einen Blick auf die Gesamtform des Rumpfes der Chiropteren, auf die Krümmungen der Wirbelsäule, auf das Verhältniß des Kopfes zum Rumpfe zu werfen.

Beginnen wir wieder mit den Vespertilioniden. Mit Ausnahme der vier ersten Halswirbel und des freien beweglichen Schwanzes bildet die ganze Wirbelsäule (Taf. I Fig. 9) einen dorsalwärts konvexen Bogen, dessen Krümmungsradius jedenfalls, verglichen mit dem anderer Säugethierklassen, ein kleiner genannt werden muss. Das nur wenig vorragende Promontorium bildet nur eine unbedeutende Unterbrechung dieser Gesamtkrümmung. Durch die Stärke dieser Krümmung erklärt HOCHSTETTER (13) das eigenthümliche Verhalten der Aorta und den Verlauf der *V. renalis sinistra*; die Aorta durchsetzt das Zwerchfell nahe dessen Mittelpunkt, da sie über diese Wirbelsäulenkrümmung hinwegzieht wie die Sehne über den Bogen; die *Vena renalis* liegt dann dorsal von der Aorta.

Durch diese Krümmung wird hauptsächlich der Thoraxraum vertieft, wird für die Lunge, deren Aufgabe bei der beim Fluge zu leistenden Arbeit keine kleine ist, Platz geschaffen. Es ist hauptsächlich der Unterlappen der Lunge, welcher hier an Entfaltung gewinnt; dieselbe wird noch durch die Stellung des Sternums begünstigt. Dasselbe ist gerade, relativ lang, mit dem bekannten Knochenkamme zum Ansatz des Pectoralis versehen; seine Stellung zur Wirbelsäule ist sehr auffallend. Es bildet nämlich, wie dies schon MAISONNEUVE (20) beschreibt, mit der Wirbelsäule einen nach unten offenen Winkel; der Abstand des Processus xiphoideus von der Wirbelsäule ist ungefähr  $3\frac{1}{2}$  mal so groß als der des Manubrium. Dadurch erhält der Thorax am Längsschnitte eine sehr ausgesprochene Dreiecksform mit abgestumpfter Spitze. MAISONNEUVE bestimmt den Winkel an der Spitze des Dreieckes für *Vespertilio murinus* mit ungefähr  $45^\circ$ ; für *Vesperugo noctula* erhält man nach dem abgebildeten Sagittalschnitte beiläufig  $40^\circ$ . (Vgl. über die Thoraxform auch TANJA [33a].)

Während die Brust- und Bauchwirbelsäule nahezu einheitlich und gleichmäßig gekrümmt erscheint, tritt die entgegengesetzte Krümmung der Halswirbelsäule um so schärfer hervor. Diese nach vorn konvexe Krümmung ist so stark, dass das proximale Ende der Halswirbelsäule fast senkrecht auf die Richtung der Brustwirbelsäule zu stehen kommt. In die Furche, welche dadurch am Rücken zwischen Hinterhaupt und Thorax entsteht, lagert sich ein mächtiger Fettkörper, die dorsale Winterschlagdrüse; die Haut folgt daher den Krümmungen der Halswirbelsäule nicht.

In Bezug auf die Stellung dieser letzteren zum Schädel nehmen die Chiropteren eine Ausnahmposition in der Thierreihe ein; sie nähern sich in dieser Beziehung sehr auffallend dem Menschen. Freilich ist dies Letztere zweifellos rein zufällig; die Erklärung mag in der Mechanik des Fluges liegen.

RÜCKERT (27) hat die schon von DAUBENTON (3) angeregte Frage des Verhaltens der Wirbelsäule zum Schädel nur gestreift; immerhin ergibt sich aus seinen Ausführungen, dass bei allen untersuchten Thieren mit Ausnahme des Menschen die Wirbelsäule in der Mittellage mit der Schädelbasis einen vorn offenen, stumpfen, nur beim Menschen einen rechten Winkel bildet; aus diesem Umstande wird auch die Stellung des Hinterhauptsloches abgeleitet (DAUBENTON), das nur beim Menschen ungefähr in die Ebene der Schädelbasis fällt. Obwohl nun die Chiropteren sich in der Neigung des Hinterhauptsloches zur Schädelbasis nicht vom Durchschnitte der Säuger

unterscheiden (vgl. Taf. I Fig. 3 und Taf. II Fig. 11, wo der untere Rand der Hinterhauptschuppe mit *oso* bezeichnet ist), nähert sich die Stellung ihrer Wirbelsäule der des Menschen; der Winkel mit der Schädelbasis ist bei den Vespertilioniden in der Ruhelage nahezu ein rechter, bei den Rhinolophiden ein spitzer. Mit Rücksicht auf die Krümmung der Halswirbelsäule kommen für diese Bestimmung allerdings nur etwa die ersten drei Halswirbel in Betracht.

Bei Rhinolophiden sind die hier erörterten Verhältnisse überhaupt noch ausgesprochener als bei Vespertilioniden (Taf. I Fig. 10). Die Krümmung des Brustsegmentes der Wirbelsäule ist noch schärfer, der Thorax in seinem antero-posterioren Durchmesser auch durch eine ventral konvexe Krümmung des Sternum vergrößert. Das Promontorium tritt vielleicht noch weniger hervor als bei *Vesperugo*. Der ganze Leib ist ungemein kurz und gedrungen. Die Halskrümmung der Wirbelsäule ist sehr groß; sie beträgt mehr wie  $90^{\circ}$ <sup>1</sup>. Wieder liegt zwischen Hinterhaupt und Thorax die mächtig entwickelte Winterschlafdrüse.

Der Winkel zwischen Halswirbelsäule und Schädelbasis ist bei Rhinolophiden ein ganz abnorm kleiner, der Kopf sehr stark gegen die Wirbelsäule gebeugt, stärker als bei irgend einem anderen Thiere (s. die Anmerkung).

Diese Eigenthümlichkeit in der Stellung des Kopfes ist schon lange den Zoologen aufgefallen. BLASIUS (1b) sagt darüber: »Die Richtung des Kopfes macht mit der des Halses fast einen rechten Winkel, wodurch die Thiere eine eigenthümliche Haltung annehmen<sup>2</sup>.«

<sup>1</sup> In Fig. 10 auf Taf. I beträgt dieser Winkel annähernd  $95^{\circ}$ . Das Präparat stammt von einem Thiere, welches ohne Durchtrennung der Haut, in vollkommen unverletztem Zustande, in Alkohol gehärtet wurde, wobei natürlich diese Verhältnisse möglichst unverändert blieben. Der Winkel zwischen Schädelbasis und Beginn der Halswirbelsäule beträgt bei diesem Thiere gar nur  $62^{\circ}$ , ist also der kleinste, der meines Wissens in der Thierreihe überhaupt gemessen wurde. In Fig. 11 auf Taf. II beträgt dieser Winkel  $80^{\circ}$ ; doch ist dazu zu bemerken, dass das Thier zwar im Ganzen (in ZENKER'scher Flüssigkeit) fixirt wurde, dass aber vorher die Haut auf der dorsalen und ventralen Seite in der Mittellinie gespalten und von der Unterlage abgezogen wurde, wobei eine geringe Streckung des Kopfes unvermeidlich ist — ein Fehler, der auch bei den Präparaten der Figg. 3 und 9 auf Taf. I wiederkehrt, aber höchstens zur Verminderung, nicht zur Steigerung der eigenthümlichen Neigung des Kopfes Anlass geben kann.

<sup>2</sup> Dass BLASIUS hier nicht von einem spitzen, sondern nur von einem annähernd rechten Winkel spricht, erklärt sich daraus, dass er nicht die Hals-



Und thatsächlich legen die Rhinolophiden im Ruhezustande, wenn sie sich mit den Hinterbeinen an einem Stützpunkt aufgehängt haben, das Kinn an die Brust; im Winterschlaf wird der Kopf mit dem Körper in die Flügel eingeschlagen. Auch wenn sie erregt sind, vermögen sie den Kopf nicht zu strecken. Die Glattnasen dagegen halten den Kopf gestreckt; im Ruhezustande hängt derselbe herab, im Fluge mögen sie wohl sich mit weit geöffnetem Maule direkt auf die Beute stürzen. Den Rhinolophiden dürfte dies nicht so leicht möglich sein; und die Art, wie sie die Beute fassen, bleibt daher zum Theile noch unaufgeklärt.

RÜCKERT (27) hat die hier geschilderten Beziehungen zwischen Schädel und Wirbelsäule für die von ihm untersuchte Chiropterenart (*Vespertilio murinus*) nicht hervorgehoben; wahrscheinlich, weil der von ihm eingehend berücksichtigte Ansatzwinkel des Pharynx an die Mundhöhle bei den Chiropteren nicht von dem bei anderen Säugern gefundenen Durchschnitte abweicht.

Als sogenannte Mundrachenwinkel hat RÜCKERT für eine größere Reihe von Säugethieren zwei Winkel bestimmt. Den ersten erhält man, wenn man einerseits durch den Alveolarrand und das caudale Ende des harten Gaumens, andererseits durch dieses und den dorsalsten Punkt des caudalen Randes des Ringknorpels Gerade zieht; der zweite Winkel wird eingeschlossen von Linien, die einerseits durch den Alveolarrand und den Hamulus pterygoideus, andererseits durch den letzteren und wieder durch den oben bezeichneten Punkt am Ringknorpel gezogen werden. Von diesen Winkeln ist bei Thieren bald der eine, bald der andere größer; beim Menschen ist der Unterschied gering. Hier liegen die Größen nach RÜCKERT zwischen 90 und 105°, bei Thieren zwischen 130 und 170°; und auch bei Chiropteren, für welche RÜCKERT die Winkel nicht bestimmt hat, fügen sie sich in diese Grenzen. Es beträgt der erstere für *Vesperugo noctula* 155°, für *Rhinolophus hipposideros* 145°<sup>1</sup>; der zweite für *Vesperugo* 148°, für *Rhinolophus* 135°. Immerhin ist wenigstens dieser letztere Winkel bei *Rhinolophus* als relativ klein zu bezeichnen und nähert sich den von RÜCKERT bei Affen bestimmten Größen.

---

wirbelsäule, sondern die Gesamtform des Halses berücksichtigt hat, und diese wird durch die dorsale Winterschlafdrüse (s. oben) nicht unwesentlich verändert.

<sup>1</sup> Bestimmt nach den Figg. 3 und 11 auf den Taf. I und II, wobei aber aus den vorstehend (pag. 51 Anmerkung) aus einander gesetzten Gründen die Winkel etwas zu groß ausfallen.

Der große Unterschied zwischen Schädel-Wirbelsäulenwinkel (90 resp. 62°) und Mundrachenwinkel ist nun bei Chiropteren höchst auffallend, ja für dieselben, wie es scheint, charakteristisch. Er erklärt sich aus zwei Faktoren: einerseits aus der Länge des Pharynx resp. Kehlkopfes, andererseits aus den Verhältnissen des Retropharyngealraumes.

RÜCKERT sagt über den Kehlkopf: »Unter den übrigen Säugethieren (sc. mit Ausnahme des Menschen) finde ich jedoch keines, bei welchem der untere Rand des Ringknorpels auch nur den vierten Halswirbel nach abwärts erreicht hätte. Am tiefsten stand er bei den Quadumanen und bei Erinaceus, nämlich vor der oberen Hälfte des dritten Halswirbels.« Auch hier nehmen nun die Chiropteren eine Ausnahmestellung ein (vgl. die Tafelfigg. 3 und 11). Bei *Vesperugo* steht der untere Rand des Ringknorpels vor der Mitte des vierten, bei *Rhinolophus* am oberen Rande des dritten Halswirbels, also wenigstens in ersterem Falle tiefer als bei irgend einem anderen Säuger, mit Ausnahme des Menschen. Dadurch gelangt das caudale Ende des Kehlkopfes bei *Vesperugo* bereits in den Bereich der Halskrümmung der Wirbelsäule und fällt in die Achse des Anfangsstückes derselben, also weiter dorsalwärts als bei anderen Thieren. Dadurch muss aber der Mundrachenwinkel gegenüber dem Schädel-Wirbelsäulenwinkel vergrößert werden.

Noch viel wichtiger für diese Vergrößerung sind die Dimensionen des Retropharyngealraumes, die Stelle der Anheftung des Pharynx an die Schädelbasis. Gerade hier zeigen sich große Unterschiede zwischen den einheimischen Chiropterenfamilien. Es mögen daher hier nochmals kurz die schon in den ersten zwei Abschnitten erwähnten topographischen Angaben über die Gebilde des Gaumens und Pharynx wiederholt und ergänzt werden, wobei die Tafelfigg. 3, 9, 10 und 11 als Grundlage dienen mögen.

Vergleichen wir die Gesamtbilder der Sagittalschnitte, einerseits einer glattnasigen, andererseits einer blattnasigen Form, so fällt sofort auf, dass bei der ersteren der Gesichtsschädel, besonders die Nase, an Größe und Ausdehnung etwas den Hirnschädel überwiegt, während bei *Rhinolophus* das Umgekehrte der Fall ist. Am besten spricht sich dies wohl im Verhältnisse ihrer Längenmaße aus. Nehmen wir als längsten Durchmesser des Hirnschädels die Entfernung des oberen Randes des Foramen occipitale magnum zum dorsalen Rande der Lamina cribrosa an, und als Maßstab für die Länge des Gesichtes mit Rücksicht auf die verschiedene Ausbildung der Gesichts-

knochen, besonders der Zwischenkiefer, die Entfernung der Schnauzenspitze von der Lamina cribrosa, so verhalten sich diese Größen bei *Vesperugo noctula* wie 10 zu 11, bei *Rhinolophus hipposideros* aber wie 10 zu 8, oder mit anderen Worten, bei *Rhinolophus* ist der Gesichtsschädel relativ viel weniger entwickelt. Und von diesem relativ kleinen Visceraltheil des Rhinolophidenschädels nimmt die Nasenhöhle wieder nur einen Theil ein; sie reicht oralwärts nicht bis an die Schnauzenspitze, und der Pharynx haftet auffallend weit vorn an der Schädelbasis. Vergleichen wir die Länge des Hirnschädels mit der des Nasenraumes, so erhalten wir für *Vesperugo* das obige Verhältniss 10 zu 11, für *Rhinolophus* gar nur 10 zu 5.

Bei *Vesperugo noctula* reicht das Os vomeris bis an das vordere Keilbein, die Spina nasalis posterior überragt nach hinten eine durch die Lamina cribrosa gelegte Frontalebene. Der caudale Rand des weichen Gaumens liegt in einer Frontalen, welche nur wenig vom vorderen Rande der Hypophyse entfernt ist; die hintere Pharynxwand haftet an der Schädelbasis ungefähr entsprechend der Mitte der Hypophyse. Den noch verbleibenden Raum von hier bis zur Wirbelsäule, der ungefähr  $\frac{3}{8}$  der Schädelbasis (vom Hinterhauptsloch zur Lamina cribrosa gemessen) einnimmt, erfüllt der früher beschriebene Fettkörper<sup>1</sup>.

Bei den Rhinolophiden sind alle diese Punkte sehr beträchtlich oralwärts verschoben. Der Vomer erreicht bei Weitem nicht mehr das Keilbein, sondern haftet ganz vorn an der Lamina terminalis des Siebbeins. Die Spina nasalis posterior erreicht nur eine Frontalebene, welche die Lamina terminalis halbt. Hinteres Ende des weichen Gaumens und Ansatzstelle der hinteren Pharynxwand entsprechen Punkten der Schädelbasis, welche weit vor der Hypophyse liegen. Legen wir eine Frontalebene durch den weichen Gaumen, so trennen wir von der Schädelbasis (gerechnet von der Lamina cribrosa zum Hinterhauptsloche) etwa das erste Viertel, und mit dem Ansätze der hinteren Pharynxwand das erste Drittel ab. Von diesem Punkte zieht dann der Pharynx schräg herab zur Wirbelsäule. Er spannt sich über den Schädel-Wirbelsäulenwinkel hinweg, und da er so weit vorn an der Schädelbasis haftet, muss bei einem Streckversuche im Allantooccipitalgelenke bald das Maximum seiner physiologischen Dehnbarkeit erreicht sein. In diesem topographischen Verhalten des Pharynx zur Schädelbasis liegt — anatomisch, nicht

<sup>1</sup> Über *Plecotus auritus* s. pag. 62.

physiologisch gesprochen — die Ursache der eigenthümlichen Kopfhaltung der Rhinolophiden.

Nun bleibt bei diesen Thieren zwischen Pharynx, Wirbelsäule und Schädelbasis ein relativ großer, im Sagittalschnitte dreieckiger Raum übrig; und dieser wird von einem sehr eigenthümlichen Luftsacke eingenommen, welcher durch einen Kanal, der die Tonsilla pharyngea durchsetzt, zugänglich ist.

### D. Tonsilla und Bursa pharyngea der Rhinolophiden.

#### Die Luftsäcke der Chiropteren.

(Vergleiche die Figuren 11 und 15—18 auf den Tafeln II und III.)

Die Rachentonsille der Rhinolophiden unterscheidet sich in ihrer Form wesentlich von der der Vespertilioniden. Sie hat der Hauptsache nach die Form eines quergestellten, vierseitigen Prismas; sie liegt gerade an der Stelle, wo sich die hintere Rachenwand an die Schädelbasis ansetzt, unterhalb der vorderen Hälfte des vorderen Keilbeins. Dort bildet sie eine leichte Vorwölbung der Pharynxwand; in ihrer unteren Hälfte befindet sich der quergestellte schlitzförmige Eingang in den Tonsillarkanal, welcher in den retropharyngealen Luftsack führt. In der Medianebene setzt sich die Tonsille mit einem kurzen, zäpfchenartigen Fortsatze auf das Rachendach fort; es bildet dies eine Annäherung an die Form bei Vespertilioniden. Doch ist, wie aus dem medianen Sagittalschnitte hervorgeht (Tafelfig. 18), dieser Fortsatz sehr kurz. Seitwärts erstreckt sich die Tonsille bis an die Tuben; nach unten schließen sich an dieselbe Schleimdrüsen der hinteren Pharynxwand an, welche sich bis an den ventralen Rand des Tonsillarkanals vordrängen, die Schleimhaut beiderseits etwas vorwölben und so an die Tori pharyngei der Vespertilioniden erinnern. Diesen Schleimdrüsen schließt sich der *M. constrictor pharyngis superior* an; die Tonsille nimmt also die muskelfreie obere Region der hinteren Pharynxwand ein. In der Tonsille sind Keimcentren und zahlreiche, besonders an der Peripherie gelegene Venen zu sehen; die letzteren sind an den Präparaten, welche den beigegebenen Zeichnungen zu Grunde liegen, durch Injektionsmasse ausgedehnt.

Es war naheliegend, nach Veränderungen in der Tonsille zu den verschiedenen Jahreszeiten, also auch während des Winterschlafes zu suchen; doch gelang es mir nicht, wesentliche Unterschiede auf-



zufinden. Nur die Zahl der Leukocyten im Epithel der Pharynx-tonsille scheint gegen Ende des Sommers<sup>1</sup> am größten zu sein, um in der Mitte des Winterschlafes auf ein Minimum zu sinken. Auch scheint die Gesamtmasse der Tonsille mit der Jahreszeit zu schwanken und während des Winterschlafes am größten zu sein, wobei der Zugang in den Luftsack zu einer feinen Spalte reducirt wird; doch sind die Unterschiede gering, und die Fehlerquelle, welche darin liegt, dass die Präparate nach verschiedenen Methoden fixirt sind, also verschiedenartige leichte Schrumpfungsgrade aufweisen können, vermag ich nicht sicher auszuschließen. Immerhin wäre ein Verschluss des Tonsillenganges während des Winterschlafes als zweckmäßig zu denken, etwa um durch Absperrung des Luftsackes die wasserverdunstende Schleimhautoberfläche zu verkleinern.

Leichter lässt sich eine verschiedene Ausbildung der Tonsille in den verschiedenen Lebensaltern verfolgen. Bei einem ca. 14 Tage alten Säugling, der noch von der Mutter herumgetragen wurde (Tafelfig. 15), ist die Tonsille eine noch sehr unbedeutende Anhäufung adenoiden Gewebes in der Umgebung des Tonsillarkanales. Später bildet sie (Tafelfig. 18)<sup>2</sup> einen kompakten Körper, dessen Hauptmasse dorsal vom Kanal gelegen ist; das adenoide Gewebe ist sowohl gegen den Pharynx als gegen den Luftsack gerichtet. Noch später, wenn in den Knochen Fettmark auftritt, wird auch der gegen den Pharynx gerichtete Theil der Tonsille theilweise von Fett verdrängt, und es entwickelt sich dafür zwischen Schädelbasis und Epithel des Luftsackes ein immer platter werdender Fortsatz, der in einer der Serien etwa 1 mm über den Tonsillenkanal hinausreicht. Dann ist fast das ganze adenoide Gewebe, mit Ausnahme des zäpfchenartigen Fortsatzes, dem Tonsillenkanale und dem Luftsacke zugekehrt. Mit diesen Vorgängen wechselt auch die Länge des Tonsillenganges, welche an den Präparaten zwischen 0,24 und 0,4 mm schwankt.

Der Luftsack hat eine ganz beträchtliche Größe. Bei einer Länge des Schädels von 10 mm, gemessen vom vorderen Rande des Hinterhauptsloches zur Spitze des Zwischenkiefers, beträgt der Längsdurchmesser des Luftsackes bei *Rhinolophus hipposideros* in der

---

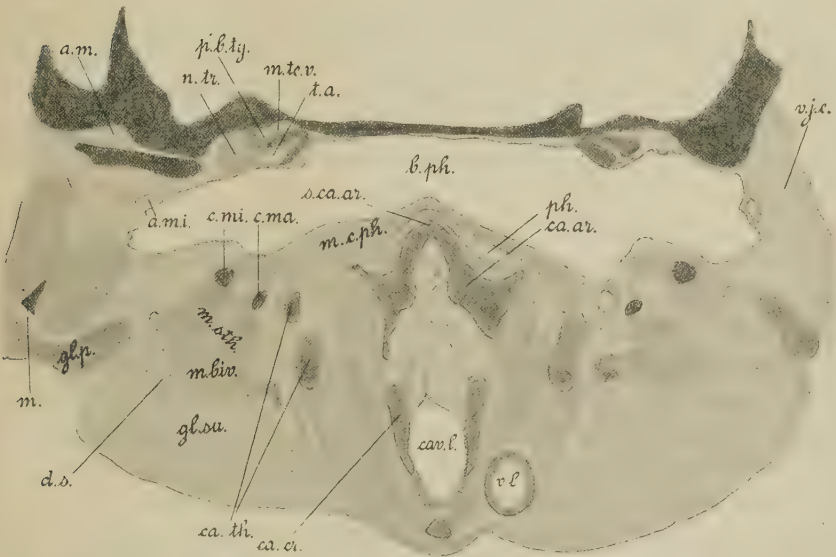
<sup>1</sup> Meine Präparate stammen aus folgenden Monaten: Ende Mai, Mitte September, Ende December und Ende April (letzte Tage des Winterschlafes).

<sup>2</sup> Das betreffende Thier war zweifellos ein junges; denn wir finden noch in allen Knochen rothes Mark. Da es Ende April gefangen wurde, dürfte es nicht ganz ein Jahr alt gewesen sein.

Medianebene von der Wirbelsäule bis zur Tonsille 3,1 mm, seine größte Breite 5,26 mm, seine Höhe an verschiedenen Punkten 1 bis 2 mm; der Rauminhalt mag etwa 30 cmm betragen. Für die große Hufeisennase ist bei einer Schädellänge von ca. 1,8 mm der Längsdurchmesser 5,1 mm, die größte Breite 7,2 mm, die Höhe 2—3 mm.

In den Luftsack springen von rückwärts koulissenförmig beiderseits von der Wirbelsäule die *Mm. longi capitis* vor, welche jeder-

Fig. 20.



Frontalschnitt durch die größte Breite der Bursa pharyngea von *Rhinolophus hipposideros*. Vergr. 20. *a.m.* Articulatio mandibularis, *a.m.i.* Arteria maxillaris interna, *b.ph.* Bursa pharyngea, *c.ma.* Cornu majus, *c.mi.* Cornu minus ossis hyoidei, *ca.ar.* Cartilago arytaenoidea, *ca.cr.* Cartilago cricoidea, *ca.th.* Cartilago thyroidea, *cav.l.* Cavum laryngis, *d.s.* Ductus submaxillaris, *gl.p.* Glandula parotis, *gl.su.* Glandula submaxillaris, *m.* Mandibula, *m.biv.* Musculus biventer mandibulae, *m.c.ph.* Musc. constrictor pharyngis (medius), *m.sth.* Musc. stylohyoideus, *m.te.v.* Musc. tensor veli palatini, *n.tr.* Nervus trigeminus (ramus tertius), *p.b.ty.* Processus tubarius bullae tympanicae, *ph.* Pharynx, *s.ca.ar.* Synchondrosis cartilaginum arytaen., *t.a.* Tuba auditiva, *v.l.* Ventriculus laryngis, *v.j.e.* Vena jugularis externa.

seits an einer schmalen, fast sagittal gestellten, ca. 2 mm langen Linie medial von den Gehörschnecken an der Schädelbasis inseriren. Dadurch zerfällt der Luftsack in drei Abtheilungen (Tafelfig. 11). Die mittlere wird von der Schädelbasis, der Wirbelsäule und der hinteren Rachenwand, sowie seitlich von den beiden eben genannten Muskeln begrenzt und reicht caudalwärts bis zur Mitte des langen Epistropheus. Die seitlichen Abtheilungen (Textfig. 20; der Schnitt geht gerade durch die Eingangsöffnungen der seitlichen Theile)

grenzen dorsal an die Schädelbasis resp. die Tube mit ihrer Muskulatur, caudal an die Cochlea, lateral theils an die Paukenhöhle, von der sie durch die Bulla tympanica getrennt sind, theils an die Kaumuskulatur und das Kiefergelenk. Ventral liegt der Zungenbeinapparat mit seiner Muskulatur; nach vorn schiebt sich der Sack jederseits zwischen die Gaumen- und Kiefermuskulatur (Textfig. 24, pag. 69) und reicht dabei fast bis in eine durch den hinteren Rand des weichen Gaumens gelegte Frontale, weit über die pharyngeale Tubenmündung hinaus.

Die Auskleidung des Sackes besteht aus ganz plattem, drüsenlosem Epithel; im Bereiche des adenoiden Gewebes, besonders im Tonsillengange, wird dasselbe kubisch. An verschiedenen Stellen finden sich in der Schleimbaut dichte Capillarnetze. Der Sack ist stets vollkommen leer, Sekret auch in den abhängigen Partien nicht zu finden.

Auch das Wachsthum des Sackes bin ich an meinen Präparaten zu verfolgen im Stande. Bei dem vorhin erwähnten Säugling (Tafelfigur 15) beträgt bei einer Schädellänge von 8,8 mm der Längsdurchmesser des Sackes 0,8 mm, die Breite 1,8 mm; bei einem etwas größeren Säugling die Schädellänge 9,6 mm, die Durchmesser des Sackes 1,1 und 2,7 mm. Bei beiden Thieren haftet der Pharynx bereits in charakteristischer Weise ventral vom vorderen Keilbeine und zieht von hier diagonal über den sehr spitzen Schädel-Wirbelsäulenwinkel zum unteren Rande des dritten Halswirbels. Bei beiden Thieren ist dieser so begrenzte Raum von einem relativ mächtigen Fettkörper ausgefüllt, in den der Luftsack vorwächst und der im Laufe des extra-uterinen Lebens resorbiert wird. Dieser Fettkörper besteht aus gewöhnlichem Fettgewebe, nicht aus Winterschlafrüsen-gewebe, wie der retropharyngeale Fettkörper der Vespertilioniden.

In der Litteratur finde ich nur eine Bemerkung, zu welcher der Luftsack Veranlassung gegeben zu haben scheint. HYRTL (16) sagt, dass sich bei *Rhinolophus* die Paukenhöhlen berühren — eine Angabe, die entschieden irrig ist. Die Paukenhöhlen sind klein und liegen lateral von dem Luftsacke.

Wenden wir uns nun der Frage nach der vergleichend-anatomischen Deutung des Luftsackes zu. Das Nächstliegende ist wohl, ihn als Bursa pharyngea aufzufassen. Rachentasche und Rachenmandel haben von SCHWABACH (30) und KILLIAN (18) eine ausführliche Bearbeitung unter Berücksichtigung der einschlägigen Litteratur erfahren — seither ist meines Wissens über diese Frage vergleichend-

anatomisch nicht gearbeitet worden. Dass die Rachenmandel der Rhinolophiden der anderer Thiere entspricht, kann keinem Zweifel unterliegen; dass bei den glattnasigen Fledermäusen im Allgemeinen (eben so wie beim fliegenden Hunde) keine Rachentasche vorhanden ist, wurde auch bereits erörtert. Der Gang, den wir bei *Vesperugo noctula* fanden und der vielleicht einer Bursa entspricht, zeigt mit Ausnahme der Beziehung zur Tonsille nicht die entfernteste Ähnlichkeit mit dem Luftsacke der Rhinolophiden. KILLIAN hat den Begriff der Bursa pharyngea festgestellt als eines beim Embryo noch vor der Entstehung der Rachentonsille ventral vom Sphenooccipitalknorpel und später vom Hinterhauptsbeine, caudal vom Hypophysengange, angelegten Pharynxdivertikels, das genetisch mit dem Hypophysengange nicht zusammenhängen kann. Leider steht mir keine entsprechende Reihe von Rhinolophus-Embryonen zur Verfügung und kann ich daher über die erste Anlage des Sackes nichts Bestimmtes aussagen. Bei zwei hierfür verwendbaren Embryonen von *Rhinolophus hipposideros*, die ich untersuchen konnte ( $7\frac{1}{4}$  und 7,3 mm Scheitel-Steißlänge,  $4\frac{3}{4}$  und 4,1 mm Kopflänge), findet sich am Rachendache, eigentlich schon im Bereiche der ersten Halswirbel (s. Tafelfig. 16, nach einem Plattenmodell der Gegend), eine quergestellte Falte, hinter welcher ein kleiner Recessus liegt; doch geht dessen caudale Begrenzung kontinuierlich, ohne Knickung, in die hintere Rachenwand über. Möglich, dass dies die erste Anlage der Tasche ist; in gleichem Entwicklungsstadium befindliche und ältere Embryonen von *Vespertilio murinus* und *Vesperugo pipistrellus* zeigen diese Falte nicht. Doch müsste sich dann die Rachentasche im Verlaufe der Entwicklung sehr weit nach vorn verschieben; denn schon beim Säugling liegt, wie ausgeführt, der Eingang in den Luftsack vor der Hypophyse unter dem vorderen Keilbein.

Die Deutung des embryonalen Befundes muss also recht unsicher bleiben; für den Luftsack des geborenen Thieres mag aber das topographische Verhalten seines Ausgangspunktes zur Tonsille und zum oberen Ende der hinteren Pharynxwand genügen, um ihn als echte Bursa pharyngea im Sinne KILLIAN's aufzufassen; und das um so mehr, als eine andere Ableitung des Gebildes nicht recht denkbar erscheint. Der Hypophysengang kann doch hier eben so wenig in Betracht kommen wie für die Bursa des Menschen. Daraus würde aber folgen, dass die Topographie zur Schädelbasis beim erwachsenen Thiere für die Homologisirung der Bursa nicht maßgebend sein könnte; und gerade dagegen wenden sich KILLIAN's ausführliche



Auseinandersetzungen. Jedenfalls könnte ein sicherer Beweis nur durch den Nachweis einer ontogenetischen Verschiebung des Ansatzes des Pharynx an den Schädel geführt werden; bei der Schwierigkeit der Beschaffung gerade dieses Materials musste ich aber darauf verzichten.

FRORIEP'S (6) Theorie von der Entstehung der Bursa durch Verklebung des Pharynxepithels mit einem Knoten der Chorda ist auch für Rhinolophus wohl undenkbar. Denn der von KILLIAN geführte Nachweis, dass die Chorda bei Thieren durchwegs innerhalb der knorpeligen Schädelbasis verläuft, gilt auch für unsere Thierart; die Chorda tritt also gerade bei dem Thiere mit der größten Bursa in keine Beziehung zu derselben.

Über die funktionelle Bedeutung der Rachentasche anderer Thiere wissen wir wohl so gut wie nichts; ja es scheint die Vermuthung gerechtfertigt, dass sie überhaupt nur zu den gegenwärtig rückgebildeten Organen gehöre. Ein so hoch entwickeltes, umfangreiches Gebilde aber, wie die hier beschriebene Bursa, kann wohl kaum ein Rudiment, ein funktionsloses Organ sein. Seine Deutung wird allerdings eine unsichere bleiben müssen, besonders da physiologische Experimente an diesem Material eben so wie die genaue Beobachtung des lebenden Thieres, besonders im Fluge, wohl äußerst schwierig sind.

Zur Respiration, zur Stimmbildung dürfte dieser Luftsack nicht in Beziehung stehen; dagegen spricht die Form seines Einganges, eines engen Kanales in adenoidem Gewebe, ohne Muskulatur. Am wahrscheinlichsten bleibt seine Deutung als Ausfüllung eines toten Raumes mit möglichst leichtem Material, ähnlich den Luftsäcken der Vögel oder den pneumatischen Räumen der Knochen. Der große retropharyngeale Raum, der durch den eigenthümlichen Aufbau des Schädels entstanden ist, wird statt von Fett von demjenigen Material erfüllt, welches als todte Last nicht in Betracht kommt. Auf den jedenfalls sehr geringen Auftrieb durch Erwärmung der Luft, an den RÜDINGER beim Tubensack dachte, soll hier gar kein Gewicht gelegt werden. Übrigens liegt die Bedeutung des Luftsackes vielleicht weniger in einer Gewichtsverminderung des ganzen Thieres; denn diese würde kaum ein Procent überschreiten; es ist vielmehr wohl eine Gewichtsverminderung des relativ großen Kopfes mit seinem sehr entwickelten Gehirne und damit eine günstigere Lagerung des Schwerpunktes, die durch den Luftsack erzielt wird. Diese Verschiebung des Schwerpunktes aber kommt beim Fluge wohl in

Betracht; je weiter rückwärts der Schwerpunkt liegt, desto größer die Stabilität, die Sicherheit des Fluges. Eine plötzliche Luftströmung und ähnliche Störungen werden nicht so leicht ein Überschlagen des Thieres zur Folge haben. Für diese Auffassung des Luftsackes als Organ, welches mit dem Fluge in Beziehung steht, spricht auch seine Ausbildung erst zu einer Zeit, in der das Flugvermögen geübt wird, wenn das junge Thier flügge wird.

Das Argument, welches PETER (25) gegen die Deutung der Tubensäcke der Einhufer als Gewichtsverminderung anführt, dass nämlich auch die Haut einfach zwischen Wirbelsäule und Pharynx einsinken könnte, wenn es sich bloß darum handeln würde, einen tohten Raum auszufüllen, lässt sich hier nicht geltend machen. Angesichts der starken Entwicklung des Unterkiefers, des Kehlkopfes und der Gehörorgane ist ein solches Einsinken kaum denkbar.

Auch den Tubensäcken hat RÜDINGER (28, s. pag. 9) eine ähnliche Deutung gegeben. Doch hat PETER auch für die Tubensäcke der Chiropteren diese Auffassung bekämpft, und wohl mit Recht; denn sie sind viel zu klein, um in Betracht zu kommen (vgl. Textfig. 9). PETER betrachtet sie als eine Art von Resonatoren; der Umstand nun, dass die Tubensäcke der Rhinolophiden viel weniger entwickelt sind als die der Vespertilioniden, ließe vielleicht auch daran denken, dass bei den ersteren die Bursa pharyngea für den Tubensack vikariierend eingetreten sei, also gleichfalls als Resonator diene. Sie grenzt allerdings in einem ziemlich ausgedehnten Bezirke an die Paukenhöhle und ist von dieser nur durch die zarte und gewiss schallleitende Bulla tympanica getrennt; doch glaube ich mit Rücksicht auf die Unregelmäßigkeit der Wandungen, vielleicht auch desswegen, weil sie auf beide Gehörorgane gleichzeitig wirken müsste und so die Erkennung der Richtung des Schalles erschweren würde, diese Deutung abweisen zu können.

Auch anderweitig ist bei Fledermäusen schon wiederholt nach Luftsäcken als nach einer vorausgesetzten Vogelähnlichkeit gesucht worden; und GEOFFROY ST. HILAIRE (12) hat im Jahre 1813 eine diesbezügliche Beobachtung veröffentlicht, wonach die Gattung *Nycteris* die Fähigkeit hätte, wie die Vögel »de se gonfler d'air et de se rendre plus légers«. Er behauptet, dass im ganzen Bereiche des Stammes die Haut mit der Muskulatur nur durch einzelne Bindegewebsstränge verbunden sei und sich in Folge dessen überall abheben lasse. In den so gebildeten Sack führe dann aus der Backentasche eine Öffnung von 2 mm Durchmesser, die mit einem Sphinkter

versehen sei. Doch hat schon ROBIN (26) diese absonderliche Angabe nicht bestätigen können, und auch mir gelang es nicht, bei einem Exemplare von *Nycteris aethiopica* irgend etwas Derartiges zu finden. Übrigens bringt ST. HILAIRE mit diesem Luftsacke auch einen muskulösen Verschlussmechanismus der äußeren Nasenöffnungen in Verbindung; und für diesen letzteren bieten vielleicht die Rhinolophiden ein Analogon (s. pag. 41).

Auch die sehr merkwürdigen Luftsäcke der Gattung *Epomophorus* (gehört zu den Pteropiden, Gruppe der Megachiropteren), die DOBSON (4) beschrieben hat, müssen hier erwähnt werden. Die paarigen Säcke (jederseits zwei), die vom Pharynx aus zugänglich sind und unter der Haut des Halses sich ausbreiten, dürften schon deswegen, weil sie bloß beim Männchen vorkommen, zu dem Fluge nicht in Beziehung stehen. Doch ist ihre Deutung keineswegs sicher; DOBSON selbst hält sie für Hilfsapparate beim Aussaugen von Früchten, besonders von Feigen. Die unpaaren Luftsäcke zwischen der hinteren Pharynxwand und der Wirbelsäule bei *Epomophorus macrocephalus*, *gambianus*, *labiatus* und *minor*, die aber relativ sehr klein sein sollen, und für die DOBSON keine Deutung zu geben weiß, könnten Analoga der Pharynxtasche der Rhinolophiden sein; keinesfalls entsprechen sie ihr aber direkt, da ihr Zugang sich am Übergange des Pharynx in den Ösophagus, gegenüber dem Larynxeingange findet, wobei der *Musc. constrictor pharyngis medius* durchbohrt wird und als Spinkter wirkt.

Für die Vespertilioniden konnten wir im Laufe der bisherigen Darlegungen kein Gebilde nachweisen, das ähnlich dem Luftsacke der Rhinolophiden, dem Flugvermögen seine Ausbildung verdankt hätte. Wenigstens für eine Art derselben, für *Plecotus auritus*, glaube ich aber eine analoge Bildung, eine Doppelfunktion eines Organs annehmen zu dürfen.

*Plecotus* unterscheidet sich in der Topographie seines Pharynx nicht unwesentlich von *Vesperugo noctula*, welche im dritten Theile als Paradigma der Vespertilioniden gewählt wurde. Bei ihm haftet der Pharynx nasal von der Hypophyse an der Schädelbasis. Von den hierdurch gebildeten zwei Abschnitten der letzteren (gemessen vom hinteren Rande der Lamina cribrosa zum vorderen Rande des Hinterhauptsloches) ist der vordere der kleinere; die beiden Abschnitte verhalten sich ungefähr wie 3:5, während für *Vesperugo* gerade das umgekehrte Verhältnis von 5:3 gilt. Auch ist der Schädel-Wirbelsäulenwinkel bei *Plecotus* kleiner als ein rechter. Dadurch werden

Fig. 21.

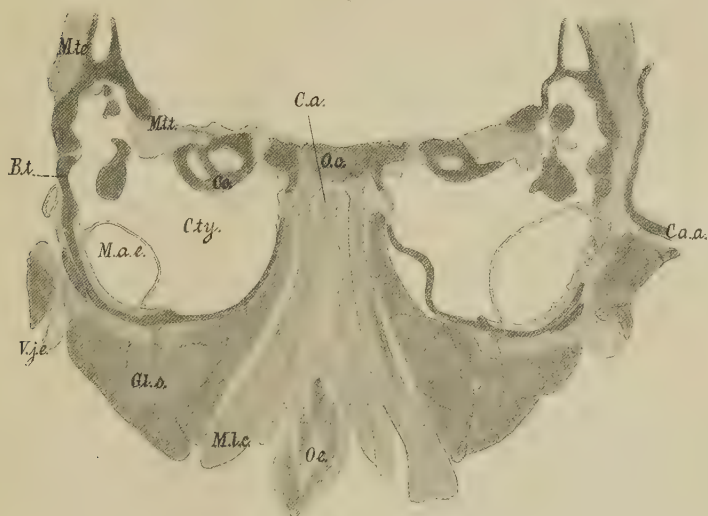


Fig. 22.



Frontalschnitte durch Köpfe von *Plecotus auritus* und *Vesperugo noctula*, auf die gleiche Größe gebracht, zur Demonstration der relativen Größe der Paukenhöhlen. Fig. 21 (*Plecotus*) 13 mal, Fig. 22 (*Vesperugo*) 9 mal vergrößert. *B.t.* Bulla tympanica, *C.a.* Corpus adiposum (retropharyngeum), *C.ty.* Cavum tympani, *Ca.a.* Cartilago auricularis, *Co.* Cochlea, *G.l.s.* Glandula submaxillaris, *M.a.e.* Meatus auditorius externus, *M.te.* Musc. temporalis, *M.t.t.* Musc. tensor tympani, *M.l.c.* Musc. longus capitis, *O.o.* Os sphenoccipitale, *O.e.* Ösophagus, *V.j.e.* Vena jugularis externa.



für den Retropharyngealraum ähnliche Verhältnisse geschaffen wie bei *Rhinolophus*<sup>1</sup>. Trotzdem finden wir auf dem medianen Sagittalschnitte im Retropharyngealraum nur einen relativ kleinen Fettkörper; der übrige Raum dient zum Ansatz der beiden *Mm. longi capitis*. Diese sind also knapp an einander in die Mittellinie geschoben; und die Ursache davon ist die Größe der Paukenhöhlen.

Diese großen Paukenhöhlen von *Plecotus*, oder vielmehr der große von der *Bulla tympanica* umschlossene Raum, von welchem das Trommelfell einen guten Theil abtrennt und dem äußeren Gehörgange zuweist, ist schon HYRTL (16) aufgefallen; er ist um so merkwürdiger, als die Cochlea von *Plecotus*, wie überhaupt der *Vespertilioniden*, verglichen mit der der *Rhinolophiden*, fast als klein zu bezeichnen ist (s. HYRTL). Die Dimensionen dieses Raumes sind folgende: Länge 2,77 mm, größte Breite (im Bereiche der Hammer-Amboßverbindung) 2,5 mm, bei einer Gesamtbreite des Kopfes von 6,5 mm und einer Gesamtlänge desselben (vom Hinterhaupt bis zur Schnauzenspitze) von 12,6 mm. Nach vorn reicht die Paukenhöhle über die Mündung der Tube, die sich an ihrer medialen Wand befindet, noch 0,5 mm hinaus, wobei sie einen geräumigen Recessus in der *Bulla* bildet. Sie unterscheidet sich dadurch sehr auffallend von der (übrigens kleinen) Paukenhöhle der *Rhinolophiden*, bei welchen die Tube vom oralen Winkel der Paukenhöhle abgeht; die letztere setzt sich dort nach vorn ohne scharfe Grenze in die erstere fort. Bei *Vespertilio murinus* ist dieser vordere Recessus viel kleiner; bei *Vesperugo noctula* fehlt er ganz. Der Tubensack von *Plecotus* wieder nähert sich in seiner relativen Größe mehr dem der *Rhinolophiden*; er ist als klein zu bezeichnen.

Diese große Paukenhöhle nun schiebt sich von beiden Seiten gegen den Retropharyngealraum vor; sie bildet hier einen großen Luftraum, der den Kopf relativ leichter macht und den Schwerpunkt caudalwärts verschiebt, nicht unähnlich der Rachentasche der *Rhinolophiden*. In der Mitte bleibt nur ein ca. 1 mm breiter Raum zwischen beiden Paukenhöhlen frei; und in diesem liegen der retropharyngeale Fettkörper und die Ansatzstellen der *Mm. longi capitis*.

Damit soll natürlich nicht gesagt sein, dass die Paukenhöhle

---

<sup>1</sup> Doch sei bemerkt, dass *Plecotus* den Kopf ganz gut strecken kann und nicht die für *Rhinolophus* beschriebene stark gebeugte Kopfhaltung hat. Wahrscheinlich ist dies einerseits darauf zurückzuführen, dass die Verhältnisse doch nicht so ausgesprochen sind wie bei *Rhinolophus*, und andererseits darauf, dass der Pharynx dehnbarer oder länger ist.

nicht in erster Linie dem Gehörakte diene, besonders da bei *Plecotus* schon die Größe des äußeren Ohres auf ein besonders entwickeltes Hörvermögen hinweist. Dafür, dass neben dieser Hauptfunktion überhaupt noch eine andere gedacht werden kann, sprechen, wie aus Obigem hervorgeht, zwei Gründe: Erstens der Umstand, dass die Größe der Paukenhöhle keine Bedingung für scharfes Gehör zu sein scheint; Beweis die *Rhinolophiden* mit ihrer viel größeren Cochlea und viel kleineren Paukenhöhle; zweitens das eigenthümliche Verhalten des Retropharyngealraumes, welches geradezu auffordert, nach einer Analogie mit *Rhinolophus* zu suchen.

### E. Übersicht.

Von den bisher gewonnenen Resultaten mögen hier noch einige Punkte zusammenfassend und vergleichend näher gewürdigt werden.

Betrachten wir zunächst die Verhältnisse der Nasenknorpel. SPURGAT (32), dem sich MIHALKOVICS (23) anschließt, gestützt auf Untersuchung auch der Reptilien und Amphibien, ist zu dem Schlusse gelangt, dass alle Knorpel der Nase sich von einer Grundform, dem »geschlossenen doppelläufigen Knorpelrohre« ableiten lassen. Er leugnet das Bestehen eines eigenen Sinnesknorpels für das JACOBSON'sche Organ und betrachtet sämtliche Knorpel des Nasenhöhlenbodens als Derivate des *Processus lateralis ventralis septi cartilaginei*, gerade so wie er den Knorpel des *Maxilloturbinale* (die »*Cartilago navicularis*«), die *Cartt. alares* und *accessoriae* als Abkömmlinge des *Processus lateralis dorsalis* auffasst.

Die Verhältnisse bei Chiropteren liegen diesbezüglich einfacher als bei allen von SPURGAT und MIHALKOVICS untersuchten Säugern; sämtliche Knorpel hängen in ausgedehntem Maße zusammen und lassen ihren gemeinsamen Ursprung leicht erkennen. Es lässt sich ja sogar ein vollständiger *Annulus cartilagineus nasi* bei *Vesperugo pipistrellus*, *Vesperugo mystacinus* und *Rhinolophus hipposideros* direkt an einem Schnitte zeigen.

Nur die Frage des JACOBSON'schen Knorpels scheint mir durch die Untersuchungen der genannten Autoren noch nicht vollständig erledigt zu sein. Die Gebilde, welche bei Kaltblütern (mit Ausnahme der Saurier und Ophidier, s. LEYDIG) dem JACOBSON'schen Organe homolog sein sollen, liegen rostral von der primitiven Choane, und ihre Stützgebilde sind allerdings Theile des knorpeligen Nasenskelettes, das hier wirklich ein vollkommen geschlossenes Rohr bildet.

Im Bereiche der primitiven Choane, vom primären Gaumen bis zum Boden des oberen Nasenraumes der kaltblütigen Thiere, hat dieses Rohr aber naturgemäß an der ventralen Seite einen Defekt. Da nun aus der primitiven Choane der Ductus incisivus hervorgeht, kann ein seitlicher Zusammenhang der dorsalen und ventralen Knorpel nur oral von diesem Gange bestehen; es können also die Knorpel, welche sich caudal von dem Gange, auf dem harten Gaumen, finden, nicht direkt aus dem geschlossenen Knorpelrohr differenzirt sein. Nun mündet das JACOBSON'sche Organ der Säuger typisch in den Ductus incisivus, und es muss daher eine nicht unbeträchtliche caudale Verschiebung desselben im Laufe der Phylogenese angenommen werden. (Bei Nagern wäre das Verhalten als primär aufzufassen.) Mit dieser caudalen Verschiebung des Organs geht aber in der Regel die Entwicklung eines neuen Schutzgebildes parallel; denn nur bei starker Rückbildung steht das Organ nicht mit einem Knorpel in inniger Beziehung. Dieser Knorpel (*»Cartilago paraseptalis«*) ist nun nach SPURGAT bei den meisten Thieren ein Processus posterior medialis des ventralen Seitenfortsatzes des Septums; dieser letztere selbst findet sich nur vor dem Ductus incisivus, also da, wo einst das Knorpelrohr geschlossen war.

Bei Rhinolophiden fallen aber sofort zwei Dinge auf: Der ventrale Seitenfortsatz erstreckt sich so weit caudalwärts wie das knorpelige Septum selbst, und der Knorpel des JACOBSON'schen Organs besitzt im ausgewachsenen Zustande dem Seitenfortsatze gegenüber eine Selbständigkeit wie bei keinem anderen Säuger, da er an seinem oralen Ende mit dem Seitenfortsatze in keiner Verbindung steht, ja überhaupt erst die caudalen Antheile der Knorpel verschmelzen. Ontogenetisch ist der Paraseptalknorpel (wenigstens bei den untersuchten Chiropteren) der erstangelegte unter den Knorpeln des Nasenbodens; während er aber bei den Vespertilioniden von vorn herein vom Septum getrennt auftritt, ist bei Rhinolophus der Knorpel des Nasenbodens mit dem Septum einheitlich angelegt, und erst später spaltet sich der Knorpel des JACOBSON'schen Organs ab. Es ist also bei diesem Knorpel wenigstens ontogenetisch eine doppelte Bildungsmöglichkeit gegeben. Alle diese Vorgänge weisen gerade diesem Knorpel eine besondere Stellung zu; MIHALKOVICS geht zu weit, wenn er (auf pag. 74 bei Besprechung des Maulwurfs) sagt: »Das beweist, dass das JACOBSON'sche Organ ganz unabhängig vom Paraseptalknorpel ist; alle an der Basis des Septums vorn gelegenen Knorpelstücke sind weiter nichts als abgegliederte Theile der knorpeligen

Nasenscheidewand, und gehören in ein und dieselbe Kategorie wie die übrigen abgegliederten Theile am Eingange des knorpeligen Ringes . . . , z. B. die größeren und kleineren Nasenflügelknorpel.« Freilich ist der JACOBSON'sche Knorpel aus dem Nasenskelet abgegliedert und keine neue Bildung; aber er ist doch ein bei allen Säugern, so weit bekannt, vorhandenes Element, dessen Funktion als Schutzmittel eines Sinnesorgans, als Sinnesknorpel, in sehr vielen Fällen nicht bestritten werden kann.

Berücksichtigen wir die Nase als Ganzes, so fällt ihre relative Kleinheit bei den Rhinolophiden ungemein auf. Eben so deutet das Fehlen einer lateralen Muschelreihe (s. darüber den Abschnitt B) und der ungemein einfache Bau der Muscheln selbst auf eine weitgehende Reduktion des Geruchsinnes. Hier mögen wohl die hochentwickelten Hautanhänge der äußeren Nase in gewissem Sinne vikariirend eingetreten sein. Aus der Reduktion der Nasenhöhle ergibt sich die Anheftung des Pharynx weit vorn an der Schädelbasis, aus dieser die eigenthümliche Kopfhaltung und die Entwicklung der Bursa pharyngea.

Aus der Reduktion des Gesichtsschädels folgt ihrerseits die relativ bedeutende Größe des Hirnschädels und des Gehirns. Doch haben die Rhinolophiden zweifellos, auch abgesehen davon, trotz der Rückbildung des peripheren Riechapparates, ein relativ größeres Gehirn als die Vespertilioniden (Tafelfig. 9 und 10). Ungemein auffallend ist dem gegenüber die Kürze ihres Rückenmarkes. Die Chiropteren zeichnen sich überhaupt durch ein sehr kurzes Rückenmark aus; bei beiden Familien endet es schon am oberen Rande des neunten Brustwirbels. Doch ist es trotzdem bei *Vesperugo noctula*  $2\frac{1}{2}$  mal so lang als der längste Durchmesser des Gehirns (vom Kleinhirn zur Spitze des Riechlappens gemessen), während bei *Rhinolophus* diese beiden Größen fast genau gleich sind — das Rückenmark erscheint nur wie ein kurzer Anhang des Gehirns. Es sind dies Verhältnisse, welche an die von KOTZENBERG (Untersuchungen über das Rückenmark des Igels. Wiesbaden 1899) beschriebenen erinnern.

Aus den Detailbefunden in der Nasenhöhle seien hier noch zwei besprochen: das Nasoturbinale und die septale Drüse.

ZUCKERKANDL vermisste das Nasoturbinale unter allen von ihm untersuchten Arten nur bei *Ornithorhynchus*, beim Delphin und bei *Vespertilio* (nicht aber bei *Pteropus*).

Bei *Ornithorhynchus* konnte auch SYMINGTON (On the nose etc.



in the Ornithorhynchus. Proceed. of Zool. Soc. 1891) diesen Riechwulst nicht finden, wogegen S. PAULLI (Über die Pneumaticität des Schädels bei den Säugethieren. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXVIII. 1899) an einem Schädel der genannten Art ein Nasoturbinale findet. Jedenfalls variirt somit diese Muschel. Für die Mikrochiropteren glaube ich ein Rudiment derselben nachgewiesen zu haben, so dass das Nasoturbinale jetzt allen Säugern zugesprochen werden kann, mit Ausnahme der Cetaceen, die überhaupt eine Sonderstellung einnehmen, während der Befund beim Schnabelthier schwankt. Freilich hat das Nasoturbinale der einheimischen Chiropteren seine Verbindung mit dem Siebbeine, ja überhaupt jedes Stützgebilde verloren — es ist nur mehr in seinem vorderen Antheil erhalten als Schleimhautfalte, deren Deutung erst durch das Verhalten des Ausführungsganges der lateralen Nasendrüse einige Sicherheit gewinnt.

Die septale Drüse wurde durch GEGENBAUR (8), der in dem sogenannten JACOBSON'schen Organe des Menschen nur ein Rudiment derselben erblickte, ein Gegenstand allgemeinen Interesses. Ohne hier auf menschliche Verhältnisse eingehen zu wollen, sei nur erwähnt, dass GARNAULT (7), der dem Menschen ein echtes JACOBSON'sches Organ zuschreibt, sogar die Vermuthung aufstellt, es sei die von GEGENBAUR bei Stenops beschriebene septale Drüse vielleicht auch ein Rest des JACOBSON'schen Organs; er scheint also unabhängige septale Drüsen überhaupt nicht anerkennen zu wollen. Und gerade für diese Drüse liefern die beiden Chiropterenfamilien schöne Beispiele: einerseits eine kompakte septale Drüse neben einem JACOBSON'schen Organ bei Rhinolophus; andererseits bei fehlendem Organe eine Drüse, deren Ausführungsgänge bereits für ein solches gehalten wurden, bei Vespertilionen, wobei die Verhältnisse am erwachsenen Thiere wirklich sehr täuschend sind und nur die Entwicklungsgeschichte sicheren Aufschluss bringt.

Im Texte wurde darauf hingewiesen, dass meine Befunde über die Lage des Kehldeckels zum weichen Gaumen mit den Angaben ROBIN's und RÜCKERT's nicht übereinstimmen. RÜCKERT hat einen charakteristischen Unterschied der Säugethiere (mit Ausnahme einiger Affen) gegenüber dem Menschen darin erblickt, dass bei den ersteren der Kehlkopf Eingang in den Nasopharynx eingeschoben und eine Sonderung des Speise- vom Luftwege vorhanden sei, dass also die Athmung durch die Nase erfolgen müsse; er hat aber doch angenommen, dass beim Schlingakte der Kehlkopf immer aus dem Nasopharynx zurückgezogen werde (mit Ausnahme etwa des Delphines).

WALDEYER (34) hat dann darauf aufmerksam gemacht, dass es Thiere gebe, bei welchen das Lageverhältnis des Kehlkopfes zweifellos fixirt ist (auffallendstes Beispiel der Delphin), und andere, bei welchen es

Fig. 23.

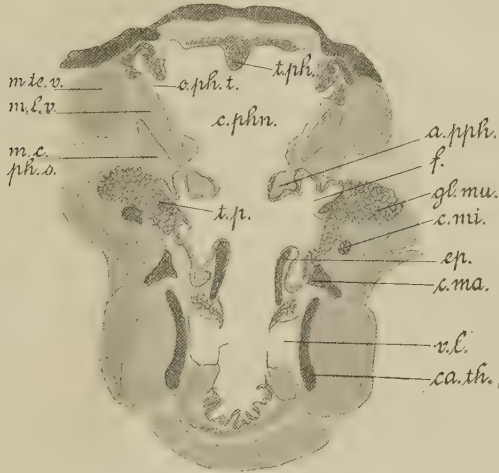
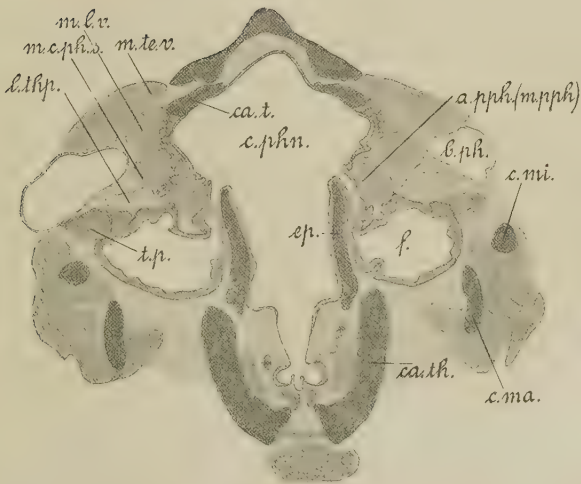


Fig. 24.



Frontalschnitte durch den Kehlkopfeneingang von *Vesperugo noctula* (Fig. 23, Vergr. 8) und *Rhinolophus hipposideros* (Fig. 24, Vergr. 20). *a.pph* Arcus palatopharyngeus, *b.ph* Bursa pharyngea, *c.ma* Cornu majus, *c.mi* Cornu minus ossis hyoidei, *c.phn* Cavum pharyngonasale, *ca.t* Cartilago tubae auditivae, *ca.th* Cartilago thyreoidea, *ep* Epiglottis, *f* Fauces, *gl.mu* Glandulae mucosae, *l.thp* Ligamentum thyreo-hyo-pharyngeum, *m.c.ph.s* Musc. constrictor pharyngis superior, *m.l.v* Musc. levator veli palatini, *m.pph* Musc. palato-pharyngeus, *m.te.v* Musc. tensor veli palatini, *o.ph.t* Orificium pharyngeum tubae, *t.p* Tonsilla palatina, *t.ph* Tonsilla pharyngea, *v.l* Ventriculus laryngis.

wechselt; für den letzteren Fall liefert die bloße Beobachtung des Hundes den überzeugenden Nachweis. BOWLES (2) hat nachgewiesen, dass bei verschiedenen Thieren unter Umständen auch Athmung durch den Mund vorkommen könne.

Bei den Chiropteren finden wir Beispiele für beide von WALDEYER festgestellte Möglichkeiten. An meinen Präparaten von *Vespertilioniden* (auch bei dem Säugling von *Vespertilio mystacinus*) lag die Epiglottis immer flach auf dem Zungenrücken. Andererseits ergab die Beobachtung am lebenden Objekt (*Vesperugo noctula*), dass die Thiere während des Fressens und Schluckens in der Regel fortathmen, dass sie auch bei leerem Maule durch den Verschluss der Nasenlöcher sehr unruhig werden und die Nasenöffnung durch heftiges Niesen und Schnauben frei zu machen trachten, aber nicht durch den Mund zu athmen versuchen. Ein Versuch, ob bei andauerndem Verschluss der Nase Erstickung eintritt, wurde allerdings nicht gemacht. Andererseits gelingt es leicht, die Thiere beim Brechakte zu beobachten (bei Überfütterung mit Mehlwürmern); und dann lässt sich feststellen, dass in diesem Momente die Athmung sistirt und bei weit geöffnetem Maule aus der Mitte des Rachens eine voluminöse Menge zerkauter Nahrungsmittel sich auf einmal vorschiebt.

Aus diesen Beobachtungen folgt wohl so viel, dass gewöhnlich bei ruhigem Athmen die Epiglottis der *Vespertilionen* wirklich auf dem weichen Gaumen liegen dürfte. Jedenfalls ist dieselbe aber leicht beweglich, und es scheint schon die Verkürzung der Muskeln, wie sie in den von mir verwendeten Fixirungsflüssigkeiten immer eintritt, zu genügen, um die Epiglottis auf dem Zungenrücken herabzuziehen. Vielleicht bleibt dieser Vorgang bei Verwendung von Chromsäure (RÜCKERT) aus — vielleicht ist auch mein Befund dadurch zu erklären, dass vor der Fixirung immer die Haut am Halse in der Mitte gespalten und dabei der Kopf nothwendig etwas gestreckt wurde. Beim Verschlucken größerer Bissen oder beim Brechakte dürfte die Epiglottis den Nasopharyngealraum verlassen, woran schon der verhältnismäßig geringe Querschnitt der seitlichen paarigen Fauces denken lässt (Textfig. 23). In diesem Falle mögen dann der weiche Gaumen mit seinen beweglichen Knorpeln und die halbkugeligen *Tori pharyngei* an der hinteren Rachenwand für den Verschluss des Nasopharynx sorgen. Durch die vereinte Wirkung des *Levator veli* und des *Palatopharyngeus* wird der weiche Gaumen gehoben und nach hinten gezogen, die *Tori pharyngei* werden durch

den Constrictor pharyngis superior zur Berührung gebracht und nach vorn an den weichen Gaumen angepresst. Erhöht dürfte die Bedeutung der Tori durch das Verhalten der Arcus palatopharyngei werden, welche an der hinteren Pharynxwand auslaufen, ohne sich zu verbinden, also dort einen mangelhaften Abschluss bilden.

Anders wiederum die Rhinolophiden. Bei allen untersuchten Exemplaren, mochte der Kopf vor der Fixirung gestreckt worden sein oder nicht, liegt der Kehlkopfeingang im Nasopharynx; auch beim Schluckakte muss der Kehlkopf seine Stellung beibehalten. Denn mit Rücksicht auf die im Texte beschriebene Ringform der Epiglottis und die Verwachsung der Gießbeckenknorpel ist ein Verschluss des Kehlkopfeinganges fast undenkbar. Die Thiere besitzen auch weite paarige Fauces zu beiden Seiten des Kehlkopfes (Textfig. 24); die Nahrung muss rechts oder links um den Kehlkopf herumgleiten. Durch das sphinkterartige Verhalten der Mm. palatopharyngei und die Entwicklung der Gaumenbogen, die sich klappenartig an den Kehlkopf von außen anlegen, ist für einen vollständig sicheren Abschluss des Luftweges gegen den Speiseweg gesorgt<sup>1</sup>. Da bei Rhinolophiden (wie übrigens auch bei Vespertilioniden) der Ösophagus physiologisch etwas nach links verschoben ist, dürfte der linksseitige Speiseweg bevorzugt sein; er ist auch in Textfig. 24 etwas weiter als der rechte.

Ein Analogon der hier bei den Mikro-Chiropteren beschriebenen Knorpel des weichen Gaumens bei anderen Thieren ist mir nicht bekannt. Auch innerhalb dieser Thierklasse scheint der paarige, mit dem Pterygoid artikulirende Knorpel der Vespertilioniden dem unpaaren medianen Knorpel der Rhinolophiden nicht homolog zu sein. Vielleicht ist der von ZUCKERKANDL (36) beim Menschen beschriebene kleine Netzknorpel am Hamulus pterygoideus, der mit dem letzteren kontinuierlich verbunden oder auch isolirt sein kann und der Sehne des M. tensor veli anliegt, dem Knorpel der Vespertilioniden an die Seite zu stellen.

Unter den vorstehend hervorgehobenen gemeinsamen Charakteren unserer einheimischen Chiropterenfamilien erscheint mir das Verhalten der Wirbelsäule am wichtigsten. Ihre starken Krümmungen, ihre Stellung zur Schädelbasis in rechtem oder spitzem Winkel

<sup>1</sup> Ein ähnliches Verhalten beschreibt GÖPPERT (10a) für die Insectivoren, speciell Talpa.



scheinen sich sonst in der Thierreihe nicht wieder zu finden. Sie sind wohl in der Mechanik des Fluges begründet; den genauen Nachweis dieses Zusammenhanges werden spätere Untersuchungen hoffentlich zu führen im Stande sein.

Den gemeinsamen Eigenthümlichkeiten beider Familien lässt sich eine große Menge von Verschiedenheiten entgegensetzen, wobei die große Übereinstimmung der einzelnen Arten innerhalb derselben Familie, selbst bis in kleine Details, sehr auffallend ist. Die Unterschiede seien hier nochmals, so weit sie im Rahmen dieses Aufsatzes liegen, kurz zusammengestellt.

Bei Vespertilioniden überwiegt der Gesichtsschädel, bei Rhinolophiden der Hirnschädel. Bei den ersten ist das Riechorgan wohl ausgebildet, die Muscheln gewunden und in zwei Reihen geordnet, das Maxilloturbinale ein langer Wulst. Bei den letzteren ist das Riechorgan reducirt, klein, die Muscheln sind einfach und bilden nur eine Reihe; das Maxilloturbinale zerfällt in zwei Theile mit differenter Funktion. Bei der ersten Gruppe sind die Zwischenkiefer mit dem Oberkiefer verwachsen, ein Processus palatinus fehlt ihnen. Sie tragen zwei Zähne. Der harte Gaumen wird vorn knorpelig ergänzt. In der zweiten Gruppe sind die Zwischenkiefer frei, ein Processus nasalis fehlt. Jeder Zwischenkiefer trägt nur einen Zahn. Der vordere Ergänzungsknorpel für den harten Gaumen fehlt. Der ersten Gruppe fehlt das JACOBSON'sche Organ, die zweite besitzt es. Verschieden ist in beiden Gruppen die Anheftung des Pharynx an die Schädelbasis, indem er bei der zweiten viel weiter nach vorn gerückt erscheint als bei der ersten.

Im Zusammenhange damit ragt in der ersten Gruppe der harte Gaumen caudalwärts beträchtlich über die Zahnreihe heraus, in der zweiten ist er kürzer als der Alveolarfortsatz. Verschieden ist das Verhalten des Kehlkopfes; bei der ersten Gruppe kann er aus dem Nasopharynx herausgleiten, bei der zweiten ist er in demselben fixirt. Wenn bei beiden Formen im weichen Gaumen Knorpel vorkommen, so sind dieselben kaum morphologisch gleichwerthig. Das Verhalten der rein hyalin-knorpeligen Epiglottis (vgl. pag. 47) weist den Rhinolophiden vielleicht sogar eine vereinzelte Stellung unter den Säugern überhaupt zu. Endlich ist die Bursa pharyngea bei Vespertilioniden nicht oder nur in Rudimenten vorhanden, bei Rhinolophiden bildet sie einen großen Luftsack.

Vorstehend ist auch der Versuch gemacht worden, diese Verschiedenheiten zum großen Theile aus einem Gesichtspunkte zu

erklären; es ist dies die Reduktion des Geruchsorgans der Rhinophiden, wobei wahrscheinlich die Hautanhänge vikariirend die Rolle eines wichtigen Sinnesorgans übernehmen. Aus ihr erklärt sich die abweichende Topographie des Pharynx, der Wirbelsäule und des Retropharyngealraumes. Jedenfalls weisen alle die hier erwähnten Verschiedenheiten auf einen tiefgehenden Unterschied der zwei einheimischen Chiropterenfamilien hin; ja sie lassen vielleicht sogar an die Möglichkeit einer diphyletischen Entwicklung denken.

### Litteraturverzeichnis.

- 1) ALLEN, HARRISON, On a revision of the ethmoid bone in the mammalia, with special reference to the description of this bone and of the sense of smelling in the Cheiroptera. Bulletin of the Mus. of compar. Zool. at Harvard College, Cambridge, Mass. Vol. X. 1882.
- 1 b) BLASIUS, J. H., Naturgeschichte der Säugethiere Deutschlands und der angrenzenden Länder von Mitteleuropa. Braunschweig 1857.
- 2) BOWLES, R. L., Observations upon the mammalian pharynx, with special reference to the epiglottis. Journ. of Anat. and Phys. Vol. XXIII. 1889.
- 3) DAUBENTON, M., Sur la situation du grand trou occipital dans l'homme et dans les animaux. Mém. de l'Acad. R. Paris 1764.
- 4) DOBSON, G. E., On the structure of the pharynx, larynx and hyoid bones in the Epomophori, with remarks on its relations to the habits of these animals. Proceedings of the Zool. Society. London 1881.
- 5) DUVAL, M. et GARNAUT, M. P., L'organe de JACOBSON des Chiroptères. Comptes rendus hebdomadaires de la soc. de biologie. Paris 1895.
- 6) FRORIEP, A., Kopftheil der Chorda dorsalis bei menschlichen Embryonen. in: Festschrift für HENLE. Bonn 1882.
- 7) GARNAUT, M. P., Contributions à l'étude de la morphologie des fosses nasales. L'organe de JACOBSON. Comptes R. soc. biol. Paris 1895.
- 8) GEGENBAUR, C., Über das Rudiment einer septalen Nasendrüse beim Menschen. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XI. 1886.
- 9) — Die Epiglottis. Leipzig 1892.
- 10) GIEBEL, C. G., Säugethiere. in: BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. 1874 ff.
- 10 a) GÖPPERT, E., Über die Herkunft des WRISBERG'schen Knorpels. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXI. 1894.
- 11) HERZFELD, P., Über das JACOBSON'sche Organ des Menschen und der Säugethiere. Zool. Jahrbuch. Abtheil. für Anat. und Ontogenie. Bd. III. 1889.
- 12) ST. HILAIRE, G., De l'organisation et de la détermination des Nyctères, une des familles de Chauve-Souris. Annales du mus. d'hist. nat. T. XX. Paris 1813.

- 13) HOCHSTETTER, F., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. III. Säuger. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XX. 1893.
- 14) HOWES, G. B., Rabbit with an intra-narial epiglottis, with a suggestion concerning the phylogeny of the mammalian respiratory apparatus. Journal of Anat. and Phys. Vol. XXIII. 1889.
- 15) — Additional observations upon the intra-narial epiglottis. Ebendasselbst.
- 16) HYRTL, J., Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das innere Gehörorgan des Menschen und der Säugethiere. Prag 1845.
- 17) KANGRO, C., Über Entwicklung und Bau der STENSON'schen Nasendrüse der Säugethiere. Dissertation. Dorpat 1884.
- 18) KILLIAN, G., Über die Bursa und Tonsilla pharyngea. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XIV. 1888.
- 19) KOSTANECKI, K. v., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Tubengaugenmuskulatur. Dissertation. Berlin 1890.
- 20) — Zur Morphologie der Tubengaugenmuskulatur. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1891.
- 21) LEGAL, E., Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. Morpholog. Jahrbuch. Bd. VIII. 1883.
- 22) MAISONNEUVE, P., Traité de l'ostéologie et de la myologie du Vespertilio murinus. Paris 1878.
- 23) MIHALKOVICS, V. v., Nasenhöhle und JACOBSON'sches Organ. Anatomische Hefte. Bd. XI. 1898.
- 24) MOSER, G. F., Das Gaumensegel des Menschen, verglichen mit dem der Säugethiere. Dissertation. Tübingen 1868.
- 25) PETER, Die Ohrtrompete der Säugethiere und ihre Anhänge. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XLIII. 1894.
- 26) ROBIN, A., Recherches anatomiques sur les mammifères de l'ordre des Chiroptères. Annales des Sc. Nat. 6<sup>ème</sup> sér. T. XII. 1881.
- 27) RÜCKERT, J., Der Pharynx als Sprach- und Schluckapparat. München 1882.
- 28) RÜDINGER, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Histologie der Ohrtrompete. München 1870.
- 29) SCHAFFER, J., Beiträge zur Histologie menschlicher Organe. Sitzungsber. der Akademie der Wissenschaften. Bd. CVI. Wien 1897.
- 30) SCHWABACH, Über die Bursa pharyngea. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXIX. 1887.
- 31) SCHWINK, F., Über den Zwischenkiefer und seine Nachbarorgane bei Säugethiern. München 1888.
- 32) SPURGAT, F., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Nasen- und Schnauzenknorpel des Menschen und der Thiere. Morphologische Arbeiten (SCHWALBE). Bd. V. 1896.
- 33) SYMINGTON, J., The cartilages of the Monotreme larynx. Journal of Anat. and Phys. Vol. XXXIV. 1899.
- 33 a) TANJA, T., Über die Grenzen der Pleurahöhlen bei den Primaten und bei einigen anderen Säugethiern. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XVII. 1891.
- 34) WALDEYER, W. v., Beiträge zur normalen und vergleichenden Anatomie des Pharynx, mit besonderer Beziehung auf den Schlingweg. Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften. Berlin 1886.

- 35) WALZBERG, Th., Über den Bau der Thränenwege der Haussäugethiere und des Menschen. Rostock 1876.  
 36) ZUCKERKANDL, E., Vierter Beitrag zur Anatomie des Gehörorgans. Monatschrift für Ohrenheilkunde. 1884.  
 37) ——— Das periphere Geruchsorgan der Säugethiere. Stuttgart 1887.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel I—III.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

- |  |   |
|--|---|
| <i>a</i> Atlas,                                      | <i>lt</i> Lamina terminalis,                                    |
| <i>a.b.ph</i> Aditus bursae pharyngeae,              | <i>La</i> Lancette  |
| <i>a.n.e</i> Apertura nasi externa,                  | <i>Lü</i> Längskamm } der äußeren Nase,                         |
| <i>a.pph</i> Arcus palatopharyngeus,                 | <i>m.c.ph.s</i> Musculus constrictor pharyngis                  |
| <i>b.ph</i> Bursa pharyngea,                         | superior,   |
| <i>c.II</i> Concha secunda ossis ethmoidei,          | <i>m.he</i> Musculus hyo-epiglotticus,                          |
| <i>c.a</i> Corpus adiposum (retropharyngeum),        | <i>m.l.c</i> Musculus longus capitis,                           |
| <i>c.nph</i> Cavum nasopharyngeum,                   | <i>m.l.v</i> Musculus levator veli palatini,                    |
| <i>ca.cr</i> Cartilago cricoidea,                    | <i>m.pt.e</i> Musculus pterygoideus externus,                   |
| <i>ca.di</i> Cartilago ductus incisivi,              | <i>m.te.v</i> Musculus tensor veli palatini,                    |
| <i>ca.p</i> Cartilago palatina,                      | <i>max</i> Maxilla,   |
| <i>ca.p.l</i> Cartilago posterior lateralis,         | <i>mm</i> Muskeln des weichen Gaumens,                          |
| <i>ca.ps</i> Cartilago paraseptalis,                 | <i>mt</i> Maxilloturbinale,                                     |
| <i>ca.s</i> Cartilago septalis,                      | <i>n.np</i> Nervus nasopalatinus,                               |
| <i>ca.s.o</i> Cartilago sphenoo-occipitalis,         | <i>n.p</i> Nervus palatinus,                                    |
| <i>ca.t</i> Cartilago tubae auditivae,               | <i>nt</i> Nasoturbinale,  |
| <i>ca.th</i> Cartilago thyreoidea,                   | <i>o.vn</i> Organon vomeronasale (Jacobsonii),                  |
| <i>cav.a</i> Cavitas articularis,                    | <i>o.t.p</i> Orificium tubae pharyngeum,                        |
| <i>ch.d</i> Chorda dorsalis,                         | <i>oe</i> Ösophagus,  |
| <i>d.gl</i> Ductus glandularis,                      | <i>osi</i> Os incisivum,  |
| <i>d.gl.n.l</i> Ductus glandulae nasalis lateralis,  | <i>oso</i> Os occipitale,                                       |
| <i>d.gls</i> Ductus glandulae septalis,              | <i>ospt</i> Os pterygoideum,                                    |
| <i>d.i</i> Ductus incisivus,                         | <i>os sph</i> Os sphenoidale,                                   |
| <i>d.nl</i> Ductus nasolacrimalis,                   | <i>p.b.ty</i> Processus tubarius bullae tympanicae,             |
| <i>E</i> abgestoßene Epithelien im Ductus incisivus, | <i>p.ca.ps</i> Processus cartilaginis paraseptalis,             |
| <i>e</i> Epistropheus,                               | <i>p.d</i> Palatum durum,                                       |
| <i>ep</i> Epiglottis,                                | <i>p.m</i> Palatum molle,                                       |
| <i>gl.h</i> Glandula hiernalis,                      | <i>p.p.ca.ar</i> Processus posterior cartilaginis aryaenoideae, |
| <i>gl.mi</i> Glandula mixta,                         | <i>ph</i> Pharynx,  |
| <i>gl.mt</i> Glandula maxilloturbinalis,             | <i>pl.v</i> Plexus venosus,                                     |
| <i>gl.mu</i> Glandula mucosa,                        | <i>s.isph</i> Synchondrosis intersphenoidalis,                  |
| <i>H</i> Hufeisen,                                   |   |
| <i>hy</i> Hypophysis cerebri,                        |   |
| <i>l.cr</i> Lamina cribrosa,                         |   |



|               |                     |               |              |                       |
|---------------|---------------------|---------------|--------------|-----------------------|
| <i>s.sphe</i> | Synchondrosis       | sphenoethmoi- | <i>to.ph</i> | Torus pharyngeus,     |
| <i>dal</i>    | is,                 |               | <i>v.l</i>   | Ventriculus laryngis, |
| <i>sin.s</i>  | Sinus sagittalis,   |               | <i>vo</i>    | Vomer,                |
| <i>t.a</i>    | Tuba auditiva,      |               | <i>vv</i>    | Venen.                |
| <i>t.ph</i>   | Tonsilla pharyngea, |               |              |                       |

## Tafel I.

- Fig. 1. Ansicht des Gaumens von *Vesperugo noctula* von der ventralen Seite. Vergr.  $1\frac{1}{2}$ .
- Fig. 2. Sagittalschnitt durch die Nasenhöhle von *Plecotus auritus*. Dargestellt ist die Unterbrechung des Thränennasenganges, dessen vorderes Stück vorn blind endigt. Thränennasengang und Ausführungsgang der lateralen Nasendrüse nach einer Frontalserie konstruiert. Vergrößerung  $5\frac{3}{4}$ . Der im Knochen gelegene Theil des Thränennasenganges ist punktiert gezeichnet.
- Fig. 3. Sagittalschnitt durch den Schädel von *Vesperugo noctula*. Vergr. 5.
- Fig. 4. Frontalschnitt durch den vorderen Theil der Nasenhöhle eines Embryo von *Vesperugo pipistrellus* (13 mm Scheitel-Steißlänge). Der Schnitt fällt vor den Ausführungsgang der lateralen Nasendrüse. Vergr. 40.
- Fig. 5. Frontalschnitt durch den STENSON'schen Gang bei *Vespertilio mystacinus* (Säugling). Zur Darstellung der Ausführungsgänge der septalen Drüse. Vergr. 100.
- Fig. 6. Bursa und Tonsilla pharyngea bei *Vesperugo noctula* (Frontalschnitt). Vergr. 40.
- Fig. 7. Weicher Gaumen von *Vesperugo noctula* mit der *Cartilago palatina* und der gemischten Gaumendrüse (Frontalschnitt). Vergr. 20.
- Fig. 8. Freier Rand des Gaumensegels von *Vesperugo noctula* im Sagittalschnitte knapp neben der Medianebene mit der gemischten Gaumendrüse. Färbung Hämalaun-Eosin-Mucihämatein. Vergr. 40. \* Grenze von Platten- und Cylinderepithel.
- Fig. 9. Sagittalschnitt durch den ganzen Körper von *Vesperugo noctula*. (Alkoholexemplar, entkalkt in Chromsäure-Salzsäure.) Natürl. Größe.
- Fig. 10. Sagittalschnitt durch den ganzen Körper von *Rhinolophus hipposideros*. (Alkoholexemplar.) Natürl. Größe.

## Tafel II.

- Fig. 11. Sagittalschnitt durch den Schädel von *Rhinolophus hipposideros*. Vergr. 6.
- Fig. 12. Nasenhöhle von *Rhinolophus hipposideros*. Vergr. 7. \* s. pag. 42.
- Fig. 13. JACOBSON'sches Organ von *Rhinolophus ferrum equinum*. Vergr. 40. (Frontalschnitt.)
- Fig. 14. Weicher Gaumen mit *Cartilago palatina* und *Musc. pterygoideus internus* von *Rhinolophus hipposideros*. Vergr. 20. (Frontalschnitt.)
- Fig. 15. Schädelbasis und Bursa pharyngea bei einem ca. 14 Tage alten *Rhinolophus hipposideros* im medianen Sagittalschnitt. Vergr. 40.
- Fig. 16. Anlage der Bursa pharyngea (?) bei einem Embryo von *Rhinolophus hipposideros* von  $7\frac{1}{4}$  mm Scheitel-Steißlänge. Vergr. 75. Sagittalschnitt durch ein Plattenmodell nach einer Frontalserie.

Fig. 17. Tonsilla pharyngea mit dem Eingange in die Bursa pharyngea bei *Rhinolophus hipposideros*. Vergr. 40. (Frontalschnitt.)

Tafel III.

Fig. 18. Medianer Sagittalschnitt durch Tonsilla und Bursa pharyngea bei *Rhinolophus hipposideros*. Vergr. 40. Bei der Abtrennung des Kopfes vom Rumpfe ist die Bursa an ihrem caudalen Ende eröffnet, das Epithel eingerollt worden.

Die sagittalen Schädelchnitte der Figg. 3 und 11 wurden in der Weise angefertigt, dass das Thier im Ganzen nach Eröffnung der Haut in ZENKERscher Flüssigkeit fixirt und in Alkohol gehärtet, dann der Kopf mit dem Halse abgetrennt, entkalkt und in Celloidin eingebettet wurde; dann wurde die eine Hälfte in eine Sagittalserie zerlegt, die zweite Hälfte vom Celloidin befreit und in Alkohol untersucht.

---

# Kürzere Mittheilungen aus dem anatomischen Institut zu Amsterdam.

Von

**Prof. Louis Bolk,**

Direktor des Instituts.

- I. Über die Persistenz fötaler Formerscheinungen bei einem erwachsenen Manne. Mit 1 Figur im Text.
- II. Über eine Wirbelsäule mit nur sechs Halswirbeln. Mit Tafel IV.

---

## I.

### Über die Persistenz fötaler Formerscheinungen bei einem erwachsenen Manne.

Wiewohl ich völlig die *Contradictio in terminis* fühle, welche in der Überschrift dieser Mittheilung liegt, konnte ich mir keine Umschreibungsweise ausdenken, welche so zutreffend den Charakter des Varietätenkomplexes andeutet, welcher jüngst auf dem hiesigen Präparirsaale bei einem Individuum zur Beobachtung gelangte. Es betraf den Kadaver eines zart gebauten Mannes von 63 Jahren, ohne Behaarung des Rumpfes und der Extremitäten und ziemlich abgemagert, geboren in Holland, seinem Berufe nach Feldarbeiter, gestorben in Folge einer Rückenmarkserkrankung im städtischen Krankenhause »Wilhelmina« zu Amsterdam.

Die Anatomie dieses Mannes zeigte an mehreren Systemen eine Konkurrenz so mancherlei anatomischer Variationen, zum Theil von einem so bestimmten Charakter, dass es nicht nur als Kuriosum, sondern vornehmlich als biologische Erscheinung mir nicht werthlos vorkam, über diesen Fall zu berichten.

Die erste Erscheinung, wodurch dieses Individuum sich auszeichnete, war das spezifische Gewicht seines Gehirns. Da ich erst vor einigen Monaten angefangen habe, das spezifische Hirngewicht der im hiesigen Institut eintreffenden Kadaver zu bestimmen, verfüge ich

zur Zeit nur über sechzehn Bestimmungen von männlichen Gehirnen. Dieselben schwanken zwischen den Zahlen 1032,4 und 1035,7. Ich erlange also gar nicht die weit aus einander liegenden Zahlen, welche in der Litteratur gefunden werden. Für Weiberhirne fand ich bis jetzt das specifische Gewicht durchschnittlich ein wenig niedriger. So habe ich schon dreimal Zahlen unter 1030 gefunden. Ganz abseits der übrigen für die Männerhirne erlangten Ergebnisse steht nun jene des bezüglichen Objectes, welches ein specifisches Gewicht von 1026,2 besaß. Ich theile diese Erscheinung nur der Vollständigkeit wegen mit, ob dieselbe in irgend welcher Beziehung steht mit den übrigen unten erwähnten, vermag ich nicht zu entscheiden; über den Einfluss der verschiedenen Faktoren, welche das specifische Gewicht des ganzen Hirns bestimmen (Wassergehalt, Quantität der grauen und weißen Hirnsubstanz, jede mit eigenem specifischen Gewicht), habe ich mir noch keine genügende Auffassung bilden können.

Die zweite Erscheinung kam ebenfalls am Gehirn zur Beobachtung und betraf das Opercularsystem. Ein ziemlich großes Stück, nämlich der Lobulus anterior insulae, war nicht vom Operculum bedeckt, und zwar in Folge davon, dass das Operculum frontale noch ziemlich weit vom Operculum temporale entfernt war. Der Ramus horizontalis anterior und der Ramus ascendens fissurae Sylvii öffneten sich dem zufolge nicht in der Fossa Sylvii, sondern in einem unregelmäßigen viereckigen Raum, dessen Boden durch die Insula, während der untere Rand vom Operculum temporale, der hintere vom Operculum parietale, der vordere vom Operculum orbitale und der obere durch den nach unten konvexen Rand des Operculum frontale gebildet wird. Das ganze Bild zeigte große Ähnlichkeit mit jenem, welches man bei älteren Föten, meistens noch bei ausgetragenen Kindern beobachtet.

Die folgende Abweichung ist gewiss wohl die merkwürdigste, es fehlte nämlich das ganze Colon ascendens. Das Jejunum begann an normaler Stelle, setzte sich fort in das Ileum, wobei das Mesenterium und dessen Radix nichts Abnormales darbot. Von einem Diverticulum ilei war keine Spur vorhanden. In der Fossa iliaca dextra angelangt, bog sich das Ileum aufwärts, wobei es an dem Boden der Fossa iliaca und nach oben an der Seitenwand des Bauches durch eine Bauchfellduplikatur befestigt war, welche die Fortsetzung des unteren Endes der Radix mesenterii bildete. Unterhalb der Leber fand sich der Übergang vom Ileum zum Colon, seitlich von



der rechten Niere. Unmittelbar nach dessen Entstehung verlief das Colon in transversaler Richtung bis zur Milz und bog sich hier in das Colon descendens um, welches nichts Bemerkenswerthes bot. Das Ligamentum gastro-colicum war nur sehr kurz. In seiner rechten Hälfte, nicht unweit seiner Entstehung, bildete das Colon transversum eine kurze, nach oben konkave Schleife, welche jedoch noch ganz unter der Leber versteckt blieb. Der Processus vermiformis war normal gebildet, das Cöcum jedoch sehr klein, hat mehr die Form eines sackförmigen Diverticulum an dem konvexen Rand der, wie man sie hier nennen könnte, Flexura ileo-colica. Der äußerste vordere Theil des Ileum, welcher die Stelle des Colon ascendens vertritt, hat ein sehr erweitertes Lumen, die Muskelschicht der Wand, insbesondere der Längsfaserschicht, war normal. Beim Übergange ins Colon war die ganze Wand ringsum hypertrophisch.

Dass wir es hier mit einem zurückgebliebenen fötalen Zustande zu thun haben, wenigstens was die Topographie und Anatomie des Colon angeht, leuchtet sofort ein — findet sich doch im Laufe des vierten Embryonalmonats das Cöcum an der unteren Fläche der Leber, wobei nur ein Colon transversum und descendens besteht. Erst später biegt das Cöcum sich um, rückt allmählich abwärts, bis es in die Fossa iliaca gelangt, wodurch ein neuer Abschnitt am Colon zugefügt wird. Da an meinem Präparat die Bandverhältnisse sonst normal waren, kann hierin nicht das ursächliche Moment dieser Variation gesucht werden. Über die etwaige Ätiologie der Abweichung habe ich nichts weiter erforschen können, wir mussten uns beschränken auf die Allgemeinheit, dass in diesem Falle der embryonale Zustand beibehalten ist. Bekanntlich ist das Fehlen des Colon ascendens schon mehrfach beobachtet, wiewohl es doch immer eine seltene Varietät zu sein scheint (s. z. B. MERKEL, Handbuch der topographischen Anatomie. Bd. II. pag. 590).

Als weitere fötale Hemmungsbildungen sind die drei folgenden Abweichungen am Skelet zu erwähnen. An beiden Seiten kam die achte Rippe noch am Sternum zur Befestigung. Normaliter macht sich das sternale Ende dieser Rippe beim Embryo allmählich frei vom Sternum, was jedoch erst ziemlich spät einzutreten scheint, denn bei zwei Embryonen aus dem dritten und vierten Monat fand ich diese Rippe noch beiderseits mit dem Sternum in Kontakt.

Die lumbale Wirbelsäule zeigte fünf wahre lumbale Wirbel, dazu trat jedoch noch ein lumbo-sacraler Übergangswirbel. Der Körper

dieses Wirbels war durch eine schmale Bandscheibe vom übrigen Theil des Sacrum getrennt, an der rechten Seite war der *Processus transversus* ganz, an der linken zum Theil mit dem Sacrum verschmolzen, der Wirbelbogen war noch ganz frei und der ganze Wirbel zwischen Sacrum und fünftem Lumbalwirbel derart eingefügt, dass ein sogenanntes doppeltes Promontorium entstanden war. Abgesehen von der etwaigen phylogenetischen Bedeutung dieser Erscheinung können wir in Folge der bekannten Untersuchungen ROSENBERG's diesen Zustand auch derart umschreiben: das ontogenetische Hinaufrücken des Beckens ist hier nur unvollständig zu Stande gekommen, das Becken ist in einer gewissen Phase seiner cranialen Verschiebung stehen geblieben, und in Folge davon ist der erste Sacralwirbel nur unvollständig an diesem Skelettheil assimiliert.

Als dritte Erscheinung am Skelet, welche auf eine Hemmung der ontogenetischen Entwicklung hinweist, ist das Vorkommen eines *Centrale carpi* in der rechten Hand zu nennen, ein für holländische Kadaver scheinbar äußerst seltenes Vorkommnis (es ist, so weit mir bekannt, der erste in Amsterdam zur Beobachtung kommende Fall).

Am Schädel traf ich keine Besonderheiten, als eine ungemein stark entwickelte und weit in den Schädelraum hineinragende *Crista occipitalis interna*, und in dem vorderen Theil der *Fossae mediae* des Schädelgrundes sehr tiefe, durch erhabene Leisten von einander abgesetzte *Impressiones cerebrales*.

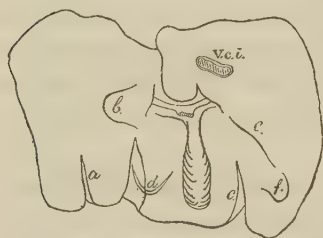
Als letztere auf ontogenetische Bildungshemmung zurückführbare Abweichungen muss auch noch hingewiesen werden auf die vorhandene *Phimosi*; es war nicht möglich, durch das *Orificium praeputii* einen Bleistift passiren zu lassen, und daneben war das Individuum ein Monorchist. Der rechte Testikel war im *Canalis inguinalis* stecken geblieben.

Die oben erwähnten Abweichungen sind alle auf eine Stagnation embryonaler Entwicklungsvorgänge zurückzuführen; es schließt sich hieran eine Gruppe von Variationen, welche in üblicher Weise als Atavismen gedeutet werden können, wobei jedoch die Frage berechtigt ist, ob man es hier nicht mit Zuständen zu thun hat, welche beim menschlichen Embryo normal auftreten, jedoch gewöhnlich nur temporäre embryonale Erscheinungen sind, welche in diesem Falle durch Hemmung der normalen Entwicklung persistent geworden sind.

Die erste Erscheinung bezieht sich auf die beiden Lungen; die linke Lunge war trilobulär und zwar derart, dass es sich hier nicht um eine nur oberflächlich einschneidende *Incisura* handelte, sondern

um einen wahren, vom oberen Lungenlappen abgetrennten, dritten, ganz selbständigen Lobulus. Die rechte Lunge war quadrilobulär — jedoch war die im Lobus inferior sich findende accessorische Incisura eine unvollständige — schnitt nicht so tief ein als die überzählige Incisura an der linken Lunge und dehnte sich auch nicht über die ganze Oberfläche des Lobus inferior aus. Von einem Lobulus subcardiacus fand ich keine Spur.

Der Magen besitzt eine Form, welche in vergrößertem Maße vollkommen übereinstimmt mit dem Magen der Hylobatiden. Zwischen dem eigentlichen Magen und dem Pylorus war ein Zwischenstück eingeschaltet, welches anfänglich den Eindruck machte, als wäre es das Duodenum. Nähere Abtastung des Organs lehrte jedoch bald das Irrige dieser Meinung kennen, indem erst in einiger Entfernung von der Stelle, wo ich dasselbe zu finden dachte, der mit einem starken Sphinkter ausgestattete Pylorus zu fühlen war. Die Füllung des Organs mit Wasser belehrte mich sodann über dessen wahre Form, welche eine augenfällige Ähnlichkeit mit einem



Gibbonmagen zeigte. Die deutliche Differenzirung des concentrisch erweiterten Antrum pyloricum, das verringerte Verbindungsstück zwischen letzterem und dem eigentlichen Magen fand ich an dem aufgeblähten Magen eines *Hylobates variegatus* und *Hylobates leuciscus* wieder. Ich muss dazu bemerken, dass auch am fötalen Men-

schenmagen das Antrum pyloricum viel deutlicher ausgeprägt ist, als es im erwachsenen Zustand der Fall ist.

Die Leber war, wie aus der Figur ersichtlich, reich ausgestattet mit überzähligen Incisuren, und es war nicht unschwer, bei Vergleichung mit der vielgelappten Leber des *Inuus* oder *Cercopithecus* die überzähligen Incisuren oder Lobuli auf die Normalzustände an dieser Affenleber zurückzuführen. Da es mir bekannt ist, dass zur Zeit dieses Thema von vorzüglicher Hand bearbeitet wird, beschränke ich mich auf eine einfache kurze Beschreibung. Die Fossa venae umbilicalis war theilweise überbrückt, der Lobulus dexter und sinister waren partiell an der Unterfläche in kontinuierlichem Zusammenhang. Der Unterrand des Lobus sinister zeichnete sich durch eine tiefe Incisura aus (a), welche die Leber in ganzer Dicke durchsetzte. Links von der Porta hepatis machte sich

ein keilförmiger Lobulus vom übrigen Theil der Lebermasse frei (*b*). Im Lobulus dexter war zunächst die tiefe Incisura am Unterrande bemerkenswerth (*c*). Auch diese durchsetzte die ganze Dicke der Leber. Eine zweite Incisura fand sich in dem Rande, welcher die untere Fläche des rechten Leberlappens von der die Fossa umbilicalis begrenzenden absetzt (*d*). Durch diese schräg ins Innere der Lebermasse dringende Incisura wurde dieser Rand mit einem selbständigen Lobulus ausgestattet. Schließlich fanden sich noch auf der Unterfläche des Lobulus dexter zwei scheinbar zusammengehörende Furchen. Die erste, ziemlich tief einschneidende (*e*), zog in gestrecktem Verlauf von der Porta hepatis nach rechts und unten und war durch eine schmale Brücke, an welcher jedoch noch die Spuren einer Zusammengehörigkeit zu sehen waren, von einer sichelförmigen Incisura (*f*) getrennt, welche einen kleineren abgerundeten Lobulus abgrenzte.

Am Muskelsystem kam als Variation zur Beobachtung ein an beiden Seiten wohl ausgeprägter *Musc. latissimus anconaeus*, welcher bekanntlich bei den Affen ein konstantes Element der Muskulatur bildet.

Schließlich fand sich als Gefäßvariation die Entstehung der *Arteria ileo-lumbalis* aus der *Arteria sacralis media*, eine Abweichung, welche vielleicht mit der unvollständigen Assimilation des ersten Sacralwirbels in irgend welchem Konnex stehen darf.

Wir haben es hier mit einem ganz besonderen Zusammentreffen einer Anzahl von Variationen bei einem Individuum zu thun, von welcher sich eine Gruppe als thermorphe Varietät anführen lässt (die letzterwähnte), eine andere Gruppe jedoch nicht. Das Fehlen des *Colon ascendens*, das Offen-zu-Tage-Liegen eines Theiles der *Insula* derart, wie es bei diesem Manne der Fall war — das Steckenbleiben des Testikel im *Canalis inguinalis* —, die *Phimosis* findet sich bei keiner niederen Thierstufe als Norm wieder. Es ist eine Persistenz der embryonalen Form und Verhältnisse. Gleiches darf gesagt werden von dem Vorkommen der lumbo-sacralen Übergangswirbel, welches eine Erscheinung ist, die zwar auf einen durchlaufenen phylogenetischen Process hinweist, aber niemals findet man diesen Zustand bei unserer Ahnenform als Norm wieder. Auch hier gilt es als eine Hemmung eines ontogenetischen Entwicklungsvorganges. Und Angesichts dieser Thatsachen ist man gewiss zu der Frage berechtigt, ob nicht vielleicht sämtliche Erscheinungen die Folge einer und derselben Hauptursache sind, welche darin gesucht werden muss, dass auf einem gewissen Stadium der Ontogenese die Formumbildungsvorgänge inne



gehalten haben. Man hat dann in gewissem Sinne in diesem Manne nur einen vergrößerten Fötus zu sehen. Bezüglich der überzähligen Incisuren der Lungen und der Leber darf ich dazu bemerken, dass es mir gar nicht unwahrscheinlich vorkommt, dass bei den jüngeren embryonalen Formen diese Organe als eine Wiederholung phylogenetisch älterer Formen zeitlich überzähliger Incisuren normaler Weise zur Anlage kommen als Andeutung der Mehrzahl der Lappen, welche die Organe bei den Affen besitzen.

## II.

### Über eine Wirbelsäule mit nur sechs Halswirbeln.

Im vergangenen Sommer traf in der hiesigen Anatomie ein Kadaver ein, welcher in Folge des schon weit vorgertickten Fäulniszustandes, worin er sich fand, zur sofortigen Skelettirung und Einverleibung in die hiesige Skelettsammlung bestimmt wurde.

Es zeigte das Skelet eine Variation in seiner Wirbelsäule, welche auf zweierlei Weise zu deuten ist, entweder als ein Skelet mit einer sogenannten siebenten Halsrippe oder als ein solches mit nur sechs Halswirbeln. Ich habe mich zur letzteren Interpretation genöthigt gesehen und komme dadurch in gewissem Sinne in Widerspruch mit der ziemlich allgemein verbreiteten Auffassung, dass die Siebenzahl der Halswirbel beim Menschen konstant sein würde. Es ist für mich jedoch diese Konstanz in Folge von Untersuchungen, welche ich über die Variationen der Halswirbelsäule angestellt habe, zum Werth eines morphologischen Dogma herabgesunken. Die bezüglichen Untersuchungen — im Holländischen veröffentlicht<sup>1</sup> — werde ich hoffentlich später Gelegenheit finden, im Deutschen ausführlicher zu publiciren, um darin zu zeigen, dass die intersegmentale Grenze zwischen Occipitale und Halswirbelsäule beim Menschen nicht eine stabile ist, sondern eine schwankende.

Der Atlas entsteht nicht bei allen Individuen aus demselben Segment, er kann um ein Segment variiren, und zwar in caudaler Richtung, mit anderen Worten, beim Menschen zeigt die cranio-vertebrale Grenze wieder die Tendenz sich caudalwärts zu verschieben, das Cranium steht in Bezug auch das Sklerotomderivat des

<sup>1</sup> De Variaties in het grensgebied tusschen hoofd en halwervelkolom. Nederl. Tijdschr. voor Geneeskunde. Jaargang 1899. Deel I No. 15. Deel II No. 16. Jahrgang 1900. Deel I No. 2.

ersten Halssegmentes sich zu assimiliren. Am Ende dieser Mittheilung komme ich auf diese Auffassung in Verband mit der Variation, welcher Gegenstand diese Mittheilung ausmacht, und mit anderen Erscheinungen zurück. Ich wende mich nun zunächst zur Beschreibung des bezüglichen Objekts.

Dasselbe entstammte einem 77jährigen Manne, über dessen Lebens- und Krankengeschichte ich nichts mitzutheilen vermag. Nur ist mir bekannt, dass er in Holland geboren war.

Untersucht man das Skelet mit Ausnahme der Halswirbelsäule, so ist nichts von der Norm Abweichendes daran zu finden. Das Coccygeum zählte vier Wirbel, das Sacrum war aus fünf zusammengesetzt, es waren fünf Lumbalwirbel vorhanden, während die Zahl der mit Rippen 'ausgestatteten' Wirbel sich auf zwölf belief. An diesen letzteren Theil der Wirbelsäule schloss sich die Halswirbelsäule mit nur sechs Komponenten an. Die Formel der Wirbelsäule war also die folgende:

$$6-12-5-5-4.$$

An der linken Seite fanden sich Spuren einer mit Exostose- und Callusbildung geheilten Fraktur der zweiten, dritten und vierten Rippe, an der rechten eine solche der zweiten Rippe. Als eine Alterthumserscheinung darf wohl die reiche Osteophyten- und Exostosebildung anzusehen sein, welche sich am ganzen Rumpfskelet zeigt, besonders an der äußeren Lefze der Crista ilei, im Ligamentum longitudinale anterius der Wirbelsäule, an den Rippenknorpeln etc. (siehe z. B. die Knochenspanne an der zweiten rechten Rippe, an der Stelle, wo die Rippe frakturirt gewesen war). Auch die Ligamenta ileo-sacralia antica waren ganz verknöchert, die Verbindung zwischen Sacrum und Ileum eine synostotische geworden. Diese Knochenwucherungen, welche auch an den Halswirbelkörpern bestanden, bilden in diesem Falle einen glücklichen Umstand. Denn da die an einander stoßenden Ränder der Wirbelkörper sehr unregelmäßig waren, mit vorspringenden Knochenstückchen besetzt, wird dadurch jedem Vermuthen, es wäre ein Halswirbel während der Maceration verloren gegangen, vorgebeugt. Das Skelet ist jetzt ohne Bänder, weil, als ich dasselbe sah, die Maceration zu weit vorgeschritten war, um die Bänder zu erhalten. Eine einfache Betrachtung der beiden Tafelfiguren lehrt jedoch sofort, dass kein Halswirbel verloren gegangen sein kann.

Am Sternum waren das Manubrium und Corpus nur theilweise

knöchern mit einander verbunden, Corpus und Processus ensiformis waren dagegen fest zusammengewachsen. An beiden Seiten setzten sich sieben Rippen am Sternum an, die erste an dem ziemlich schmalen Manubrium, die zweite an der gewöhnlichen Stelle auf der Grenze zwischen Manubrium und Corpus sterni etc. Die erste Rippe unterscheidet sich weder in Form noch in Insertionsbeziehung an Wirbelsäule und Sternum in irgend welchem Punkte von dem normalen Zustand. Das Capitulum costae der zehnten Rippe hat noch zwei Gelenkfacetten, jenes der elften nur eine einzige. Die erste Rippe verbindet sich nur mit dem ersten Rückenwirbel (der siebente in der Reihe), einem gewucherten Knochenstückchen des Capitulum der linken Rippe entsprach eine Exostose am Körper des sechsten Wirbels; die zweite Rippe artikulierte mit ihrem Capitulum schon mit dem ersten und zweiten Rückenwirbel. Der Bau des Rumpfskelettes war einfach derart, dass, wenn man die sechs Halswirbel demselben entnahm, nicht eine einzige Abweichung von dem normalen Bau des Rumpfskelettes zu verzeichnen übrig blieb. Nur konnte man vielleicht bei dem Processus spinosi der oberen Brustwirbel die Bemerkung machen, dass an unserem Objekt schon an dem dritten Brustwirbel der Processus spinosus ziemlich stark caudalwärts gezogen ist, während solches an zur Vergleichung herangezogenen Wirbelsäulen erst in diesem Grade bei dem vierten Wirbel der Fall war.

Die Variation der Halswirbelsäule fällt nicht sofort ins Auge, besonders nicht bei Betrachtung en face, erst nach einem gewissen Antrieb, das Skelet en profil genau zu betrachten, gelang es mir die Variation von einigen Personen, mit welchen ich diese Probe vornahm, finden zu lassen. Einem Jeden ist es bekannt, wie leicht ein zu viel oder zu wenig an Fingern oder Zehen übersehen wird, a prima vista sechs Lumbalwirbel an einem Skelet zu sehen, erfordert große Gewandtheit. Besonders deshalb fällt die Variation nicht unmittelbar auf, weil die Länge der Halswirbelsäule nicht weit von der Norm zurücksteht. Vom Unterrande des sechsten (letzten) Halswirbels bis zum oberen Rande des Tuberculum anterius atlantis beträgt die Länge 10,7 cm. An anderen Wirbelsäulen fand ich für dieses Maß 11,3, 11,7, 10,8, 11,5, 11, 11,1.

Der Atlas war ganz normal gebildet. Der Sulcus pro Art. vertebralis war rechts vollständig, an der linken Seite fast ganz von einer Knochenspanne überbrückt. Der Epistropheus bot eben so wenig etwas Bemerkenswerthes.

Die Foramina intervertebralia zwischen dem zweiten und dritten

und zwischen dem dritten und vierten Halswirbel waren ins Auge fallend groß, und zwar hat besonders ihre vertikale Dimension zugenommen, die *Incisura inferior* des *Epistropheus* und die *Incisura superior* des dritten Wirbels, weiter die *Incisura inferior* des dritten und die *Incisura superior* des vierten Wirbels schnitten tiefer ein als es bei anderen Objekten, welche ich darauf untersuchte, der Fall war. Wir haben hier einen Fingerzeig, dass der dritte und vierte Spinalnerv voluminöser gewesen sein könne als bei normalen Objekten.

Der transversale Durchmesser der Wirbelkörper des dritten bis sechsten (letzten) Halswirbels nahm nach unten gleichmäßig zu. Am dritten Wirbel fängt die bekannte rinnenförmige Vertiefung im *Processus transversus* an, in welcher die *Plexuswurzel* gelagert ist. Das *Tuberculum anterius* und *posterius* ist an beiden Seiten bis zu dem fünften Wirbel deutlich ausgeprägt; gleich wie an der rechten Seite des sechsten Wirbels, an der linken Seite dieses letzteren fehlte jedoch das *Tuberculum anterius*.

Sämmtliche Halswirbel besaßen zu jeder Seite ein *Foramen transversarium*, an dem fünften Wirbel fanden sich an der linken und rechten Seite zwei, ein größerer ventraler und ein schmalerer dorsaler, jedoch nur durch eine äußerst zarte Knochenspanne von einander getrennt.

An keinem Wirbelbogen lässt sich etwas von der Norm Abweichendes aufweisen, von den *Processus spinosi* endete nur der vierte mit zwei Zacken, die übrigen endeten mit einer kolbenförmigen Anschwellung. Hiermit kann ich mit der Beschreibung der Halswirbelsäule schließen, über welche außerdem die zwei beigegeführten Abbildungen weiteren Aufschluss geben.

Nach der Beschreibung werden wir der Bedeutung dieser Variation nachzuspüren versuchen. Es gilt hier zu entscheiden zwischen dem Alternativum: ein sonst normales Skelet mit nur sechs Halswirbeln, oder ein Skelet mit einer sogenannten siebenten Halsrippe, complicirt mit dem Verlust eines Dorsalwirbels durch Assimilation des letzten Brustwirbels an der Lendenwirbelsäule, unter Assimilation des letzten Lumbalwirbels an dem Sacrum und des letzten Sacralwirbels an dem Coccygeum, welches nichtsdestoweniger doch nur aus vier Wirbelrudimenten besteht, so dass die Gesamtzahl der Wirbel um eine erniedrigt ist.

Wenn man die Konstanz von sieben Halswirbeln beim Menschen als ein Axiom betrachtet und a priori und in jedem Zustande den siebenten Wirbel als letzten Halswirbel bezeichnet, dann haben wir



in unserem Objekt gewiss ein Unicum zu sehen. Denn es liegt bis jetzt in der Litteratur — so weit mir bekannt — keine Beschreibung einer siebenten Halsrippe vor, welche so vollständig in Form und in Verbindung mit Wirbelsäule und Sternum einer wahren ersten Rippe ähnelt, als es bei unserem Objekt der Fall sein würde. In der meist vollständigen Ausbildung einer Halsrippe kann dieselbe ja das Manubrium sterni erreichen, aber dabei sieht man immer, dass Deformationen am Manubrium sterni auftreten, verbunden mit einer von dem normalen Zustand abweichenden Insertion der ersten wahren Rippe, und dass die Halsrippe eine unregelmäßige, oftmals in seiner Mitte unterbrochene Knochenspange darstellt. Weiter besteht dabei eine oftmals hochgradige Asymmetrie. Entnimmt man an meinem Skelet die sechs Halswirbel, so bleibt keine einzige Defiguration übrig, welche auf das Bestehen einer eventuellen Halsrippe hinweisen würde. Dieses trifft für keine einzige Beschreibung einer siebenten Halsrippe zu, welche bis jetzt in der Litteratur vorliegt (man vergleiche z. B. die diesbezüglichen Arbeiten von GRUBER, STIEDA, LEBOUcq, STRUTHERS etc.). Besonders sei hierbei hingewiesen auf die bekannte kompulatorische Bearbeitung dieses Themas durch BATESON.

Was jedoch in diesem Falle die Auffassung: wir hätten es hier mit einer supernumerären Rippe zu thun, noch unwahrscheinlicher macht, ist die Zusammensetzung der Wirbelsäule als Ganzes. Dekretirt man die dem siebenten Wirbel zugehörige Rippe als Halsrippe, so muss man gleichzeitig einen Verlust der zwölften Rippe bei diesem Objekt daneben stellen. Während also bei solcher Ansicht im proximalen Bezirk des Thorax eine regressive Variation bis zu einer bis jetzt unbekannten Vollständigkeit sich entwickelt hat, würde gleichzeitig im distalen Gebiet eine progressive Variation zur Ausbildung gelangt sein, wodurch die zwölfte Rippe verloren gegangen ist, und auf dem Fuß würde dieser Process gefolgt sein durch eine Assimilation eines Lumbalwirbels durch das Sacrum und eines Sacralwirbels durch das Coccygeum. Und dieser Process würde in der ganzen caudalen Hälfte der Wirbelsäule vor sich gegangen sein, ohne dass auch nur eine einzige Spur, z. B. ein in der Form ein wenig aberrirender Wirbel, davon zurückblieb, ohne dass der progressive Process am caudalen Ende und der regressive Process am cranialen Ende eine Thoraxform entstehen ließ, welche auch nur in einer einzigen Hinsicht von einem normal gebauten und normal entstandenen Brustkorbe abwich. Die absolute Unmöglichkeit eines

derartigen Geschehens können wir natürlich nicht behaupten, sondern zu der in hohem Grade Unwahrscheinlichkeit eines solchen Vorganges schließen wir desto eher, zumal wir den ganzen Zustand viel bequemer erklären können, wenn wir nur die absolute Konstanz von sieben Halswirbeln bei Seite setzen und in diesem Objekt eine Variation erblicken, in welcher die Halswirbelsäule statt aus sieben, nur aus sechs Wirbeln gebildet ist.

In welcher Weise kann die Siebenzahl der Halswirbel auf sechs herabsinken? Zwei Möglichkeiten präsentiren sich: eine Excalation eines Wirbels aus der Reihe, oder eine Assimilation des ersten Wirbels während der Ontogenese an der Schädelbasis.

Die erste Möglichkeit muss ich verwerfen. Denn eine Excalation eines Wirbels kann niemals eine auf sich selbst stehende Erscheinung sein. Die Excalation eines Wirbels konnte immer nur ein Symptom einer Ausschaltung eines Segmentes sein. Aber in welchem einen sonderbaren Zustand müsste dann nicht das Muskelsystem gelangen (in casu der Extremität), wenn plötzlich einer der segmentalen Komponenten desselben herausfällt. Wenn man sich Rechnung giebt von dem Antheil, welchen ein beliebiges Segment, z. B. das sechste, an der Bildung der Extremitätenmuskulatur hat, und man denkt sich, dass bei der Entwicklung dieses Segment fehlt, so muss dabei, abgesehen noch, dass vielleicht das Muskelsystem sich so gut wie möglich diesem Zustande anpasste, doch eine Topographie und anatomische Zusammensetzung des Nervensystems entstehen, welche fast in allen Untertheilen von dem normalen Verhalten sich entfernte.

Nicht weil sie eine letzte Hilfsannahme ist, sondern weil sie an sich schon plausibel ist, ist, wie ich meine, die Erklärung dieses Falles darin zu suchen, dass in casu bei der ontogenetischen Entwicklung die intersegmentale Grenze zwischen dem occipitalen und dem vertebralen Segmentbezirk um ein Segment mehr caudalwärts zur Ausbildung gelangte, als es in dem normalen Zustand der Fall ist.

Die Gründe, welche diese Annahme für mich plausibel machen, sind die folgenden. Wenn wir einen Augenblick von der ausgebildeten Atlasform absehen, so lehrt uns die Untersuchung der übrigen Komponenten des ersten Segmentes, dass es in jeder Richtung hin ein Übergangsegment ist zwischen Wirbelsäule und Kopf. Seine Muskulatur ist fast ganz der Zunge einverleibt, wie es in phylogenetisch älteren Stadien mit dem höher gelegenen Segmente der Fall gewesen ist, der Ramus ventralis seines Spinalnerven hat sämtliche

sensible Fasern verloren, wie es ebenfalls geschehen ist mit den spinalen Komponenten des N. hypoglossus, der Ramus dorsalis seines Nerven besteht mit nur sehr wenigen Ausnahmen ausschließlich aus motorischen Elementen, und auch in dieser Hinsicht entfernt sich der Nerv von den folgenden Spinalnerven. Auch in diesem Merkmal zeigt er den Weg, welchen einst die spinalen Komponenten des Hypoglossus gegangen. Das spinale Ganglion besteht entweder nicht oder sehr zurückgebildet. Alle diese Erscheinungen lehren uns, dass das erste Halssegment nicht mehr ein vollständiges Rumpfssegment ist, jedoch auch nicht ein den ganzen Rückbildungsweg durchlaufenes Hypoglossussegment ist.

Nur das Sklerotomderivat — der Atlas — ist am meisten resistent. Dass jedoch auch dieses nicht mehr dem Einfluss des Assimilationsvorganges sich ganz entzieht, dafür treten vergleichend-anatomische Erscheinungen und die menschlichen individuellen Variationen ein. Verfolgt man die Form des Atlas bei den Affen, so sieht man, wie dieser Skelettheil allmählich sich rückbildet, welcher Process besonders im Arcus posterior zum Ausdruck kommt. An diese Reduktion des Atlas erinnern uns noch jene Variationen am menschlichen Atlas, wo die Art. vertebralis von einer Knochenspange überbrückt ist, welche von der Massa lateralis entweder hinterwärts zum Arcus posterior verläuft oder seitwärts zum Processus transversus. Auch besitze ich einen Atlas, an welchem beide Knochenspannen gleichzeitig vorhanden sind. Hier liegt die Art. vertebralis ganz in einen Kanal eingeschlossen, welcher in dem Atlas ausgespart ist, ganz wie bei den Cynocephaliden. Diesen Variationen mit regressivem Charakter stehen jene gegenüber, welche progressiver Natur sind, in welchen der bei den Affen angefangene Rückbildungsprocess weiter fortgeschritten ist, in Folge dessen der Atlas nicht mehr einen vollständigen Ring bildet, sondern in seinem hinteren Bogen unterbrochen ist. Diese Unterbrechung des hinteren Atlasbogens ist verknüpft mit Reduktion der aus dem ersten Halssegment entstandenen dorsalen Muskulatur, ein Merkmal, durch welches das erste Halssegment noch mehr den Hypoglossussegmenten sich nähert.

Eine folgende Erscheinung, welche uns hinweist auf eine im Gange sich findende Assimilation des ersten Halssegmentes am Kopfe, stellen die bekannten Konkrescenzen des Atlas mit der Schädelbasis dar. Ich muss hierzu jedoch bemerken, dass nicht jede Verwachsung des Atlas mit dem Occipitale der Ausdruck des Assimilationsvorganges ist, welchen wir hier im Auge haben. Es giebt

Verwachsungen zwischen Atlas und Occipitale, welche zweifelsohne die Folge pathologischer Processe sind — mehrere derartige Fälle sind in meinem Besitze. Die meist vollständige Assimilation des Atlas an der Schädelbasis, welche ich beobachtet habe, ist abgebildet in »Nederlandsch Tijdschrift voor Geneeskunde. Jaargang 1900. Deel I No. 2«. Hier liegt der vordere Atlasbogen (der hintere fehlt) wirklich in der Continuität der Basis cranii und bildet die vordere Begrenzung des Foramen magnum. Wie gesagt, hoffe ich später diese Untersuchung vollständig in deutscher Sprache zu veröffentlichen, ich theile hier nur die Haupterscheinungen mit, welche uns darauf hinweisen, dass das erste Halssegment nicht eine konstante morphologische Einheit darstellt, dass es im Gegentheil verschiedene Entwicklungsgrade zeigt, welche uns hinweisen auf einen im Flusse sich findenden Einverleibungsprocess des ersten Segmentes am Kopfe.

Durch diese Erscheinungen war mein Glaube an die Stabilität der Craniovertebralgrenze erschüttert, und das vorbeschriebene Objekt war wohl im Stande, die Meinung ganz preiszugeben, es sei das Craniovertebralgelenk intersegmental fixirt. Wo ich die Wahl hatte, entweder hier eine siebente Halsrippe anzunehmen in einer bis jetzt unbekannten Vollständigkeit, und verbunden mit einem Umbildungsprocess in der caudalen Hälfte der Wirbelsäule, welche Sternum, Lumbal-, Sacral- und Caudalabschnitt zum Sitze gehabt haben muss, und dennoch keine Spur hinterließ, oder eine distale Verschiebung um ein Segment der Craniovertebralverbindung anzunehmen; für welchen Vorgang mir eine ganze Reihe Übergangsstadien bekannt sind, da konnte ich für meine Entscheidung nicht lange zweifeln. Nur die Auffassung, wir hätten es hier mit einem Objekt mit nur sechs Halswirbeln zu thun und übrigens normal gebautem Rumpfskelet, ist meiner Meinung nach nur die einzig zuverlässige.

Ich darf jedoch diese Mittheilung nicht beenden, ohne die Frage der Labilität des Craniovertebralgelenkes noch in anderer Richtung kurz besprochen zu haben.

Haben wir in dem vorbeschriebenen Objekt den ersten Fall einer Wirbelsäule mit sechs Halswirbeln zu erblicken, welche zur Veröffentlichung kommt? Ich bezweifle es. Dieser Zweifel war zum ersten Male angeregt durch den Umstand, dass ich im Wintersemester 1898/1899 auf dem hiesigen Präparirsaale einen Kadaver fand mit doppelseitiger sogenannter Halsrippe. An der rechten Seite endete die Rippe mit einem Knorpelstück, welches, mit jenem der ersten Brustrippe verschmelzend, sich mit dem Manubrium sterni verband.



An der linken Seite war die Rippe kürzer und verschmolz mittels eines Knochenauswuchses zur halben Länge mit der ersten Rippe. Derartige Fälle sind bekanntlich schon viele beschrieben, und ich hätte den Charakter einer Halsrippe in diesem Falle nicht angezweifelt, wenn die weitere Untersuchung dieses Objektes nicht ans Licht geführt hätte, dass dieses Individuum nur elf Rippen besaß, fünf Lumbalwirbel, fünf Sacralwirbel und vier Coccygealwirbel. Die Formel der Wirbelsäule könnte man sonach in folgender Weise stellen:

$$\begin{array}{cccc} 6 (+1), & 11, & 5, & 5, & 4 \\ C. & D. & L. & S. & C. \end{array}$$

Wir stehen hier in gewissem Sinne vor demselben Problem wie bei dem erst beschriebenen Objekt. Ist der siebente Wirbel ein Halswirbel, sind die davon ausgehenden Rippen Halsrippen, oder ist der siebente Wirbel der erste Thorakalwirbel, die Rippe als reducierte erste Rippe zu deuten? So lange man an der intersegmentalen Stabilität des Craniovertebralgelenkes festhält, muss man nothwendig die erste Auffassung theilen. Doch darf man sich dann nicht wundern über die Koincidenz eines regressiven Processes am oberen Ende des Thorax und eine Reduktion der Rippe am caudalen Ende, auch hier verknüpft mit einer Assimilation eines Lumbalwirbels am Sacrum, eines Sacralwirbels am Coccygeum? Ist die Erklärung nicht viel ungezwungener, dass man es auch in casu zu thun hat mit einer caudalen Verschiebung um ein Segment der Craniovertebralgrenze, also einer vollständigen Assimilation des ersten Halssegmentes am Kopfe. In Folge dieser distalen Ausbreitung des Kopfgebietes sind auch die darauf folgenden Segmente in ihrer Entwicklung beeinflusst, und zwar ist das Anlagenniveau der oberen Extremität mehr distalwärts gerückt und hat aus dem ersten Brustsegment mehr Material zur Bildung der Extremität in Anspruch genommen, als es normaliter der Fall ist. In Folge dessen sind erste Rippe und die Muskeln des Spatium intercostale primum unvollständig zur Ausbildung gelangt. Nach dieser Meinung würde sich desshalb die Formel dieser Wirbelsäule in folgender Weise zusammensetzen:

$$\begin{array}{cccc} 6, & (1 + 11), & 5, & 5, & 4 \\ C. & D. & L. & S. & C. \end{array}$$

Ich neige um so mehr zur letzteren Interpretation dieses Objektes, weil die Koincidenz einer sogenannten Halsrippe mit nur elf Brust-

rippen sich schon mehrfach in der Litteratur erörtert findet. So ist ein derartiger Fall beschrieben von GRUBER (*Mém. Ac. Sc. Pet.* 1869), von BATESON (*Materials for the Study of Variation.* pag. 112) und von STRUTHERS (*Journ. of Anat. and Phys.* 1875). Es ist mir wahrscheinlicher, dass es sich in diesen Fällen nicht um eine Cervicalrippe handelte, sondern um eine rudimentäre Brustrippe mit nur sechs Halswirbeln.

Leider findet sich in den meisten Beschreibungen der Halsrippen keine nähere Angabe der weiteren Zusammensetzung der Wirbelsäule. Und doch ist diese Bestimmung unerlässlich, um, meiner Meinung nach, über die wahre Natur der zum siebenten Wirbel gehörenden Rippe zu entscheiden. Vorbedingung dazu ist jedoch, dass man das Axiom der Konstanz der sieben Halswirbel beim Menschen fallen lässt und statt der Stabilität die Labilität der Intersegmentalgrenze zwischen Cranium und Wirbelsäule acceptirt. Die Kenntniss des Aufbaues der ganzen Wirbelsäule kann dann erst die Entscheidung bringen, ob es sich in einem gegebenen Fall, bei einer Anwesenheit einer Rippe oder Rippenrudiment am siebenten Wirbel, um eine Cervicalrippe oder eine reducirte erste Brustrippe handelt<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup> Nach Drucklegung des Manuskripts ist im Laufe dieses Sommers im hiesigen Institut noch ein Kadaver skeletirt worden, welcher beiderseits eine sogenannte Halsrippe besaß, und wobei die Zahl der Rippen ebenfalls nur elf war, mit fünf Lumbal- und fünf Sacralwirbeln. Übergangswirbel waren weder zwischen Dorsal- und Lumbalbezirk, noch zwischen Lumbal- und Sacralbezirk da. Die an dem siebenten Wirbel befestigten Rippen sind in diesem Falle nur kurz, jedoch als freie Gebilde da. Ich besitze somit jetzt drei Exemplare mit zum siebenten Wirbel gehörigen Rippen, und weiter nur elf Rippen, fünf Lumbal- und fünf Sacralwirbel. Weiter erfreut es mich, hier noch verweisen zu können auf eine Abhandlung von GÉRARD, veröffentlicht in der jüngst erschienenen Lieferung der *Bibliographie Anatomique* (Tome VIII. 2<sup>me</sup> fascicule). Der Autor beschreibt hier ebenfalls ein Skelet mit Halsrippen, elf Brustrippen, fünf Lumbal- und fünf Sacralwirbeln. Der Autor hält unwillkürlich fest an der Konstanz der Siebenzahl der Halswirbel, und sieht sich in Folge davon genöthigt zu folgender, nicht von Gezwungenheit frei zu sprechender Deutung dieses Falles: Der siebente Halswirbel trägt Rippen, ein Brustwirbel (und vermuthlich der erste) ist ausgeschaltet, die erste und zweite Brustrippe sind mit einander zu einer einzigen verschmolzen. Ist dieser complicirten und schwer begreiflichen Erklärungsweise gegenüber die Behauptung nicht viel einfacher, dass auch hier der Occipitalbezirk, das normale erste Halssegment, sich ganz einverleibt hat, wodurch die segmentale Anlage der Extremität als Ganzes in caudaler Richtung verschoben und desshalb das erste Brustsegment mehr als normal in die Bildung der Extremität einbezogen würde, und zwar derart, dass es sich nicht mehr als normales Brustsegment differenziren konnte?

# Über die vergleichende Anatomie der Augenmuskulatur.

Von

**H. K. Corning**

in Basel.

---

Mit Tafel V und VI.

---

Die vorliegende Abhandlung nahm ihren Ausgang von dem Bedürfnis bei einer Untersuchung der Entwicklung der Augenmuskulatur auch die fertigen Verhältnisse kennen zu lernen und in ihrer Bedeutung für die Phylogenie der Augenmuskeln zu würdigen. Bei der Umsicht unter der Litteratur drängte sich mir bald die Überzeugung auf, dass die Morphologie der Augenmuskeln in den zahlreichen Arbeiten über die vergleichende Anatomie der willkürlichen Muskulatur nur eine geringe Beachtung und Bearbeitung gefunden hat. Wenn man von gelegentlichen zerstreuten Angaben absieht, bildet die Besprechung der Augenmuskulatur, welche ALLIS in seiner Arbeit über *Amia* giebt (98), den ersten Versuch, den Bewegungsapparat des Wirbelthierauges von einem höheren Gesichtspunkte aus zu betrachten. Alles, was sonst die Litteratur an Beschreibungen der Augenmuskulatur enthält (sie sind eben so zerstreut wie zahlreich), ist für das Verständniss derselben fast werthlos; auch die genauen Arbeiten von M. WEBER (77) über die Nebenorgane des Auges der Reptilien, und von TIESING über die Augenmuskeln der Selachier haben uns in dieser Beziehung nicht weiter gebracht.

Ich glaube auf keinen Widerspruch stoßen zu dürfen, wenn ich behaupte, dass erst die Klarstellung der Entwicklung der Augenmuskeln einen Einblick in die Phylogenie derselben gestattet hat. Schon Anfangs der 80er Jahre hat BALFOUR und nach ihm MILNES-MARSHALL die Oculomotoriusmuskulatur von der Wandung der ersten

Kopfhöhle abgeleitet, freilich ohne die Entstehung der einzelnen Muskeln genauer zu erforschen. Erst in den letzten zehn Jahren ist durch die Arbeiten von VAN WIJHE, Miss PLATT, C. K. HOFFMANN, NEAL und SEWERTZOFF für Selachier und von OPPEL und mir für Reptilien nachgewiesen worden, in welcher Weise die Oculomotorius-, Abducens- und Trochlearismuskulatur entsteht und mit dem Bulbus in Verbindung tritt. Die Befunde sind im Wesentlichen übereinstimmend, obgleich die Deutungen derselben noch vielfach aus einander gehen.

Die genannten Untersuchungen haben auch über die Entwicklung der Kopfnerven Aufschlüsse gegeben, die eine große Tragweite für die Beurtheilung der Segmenttheorie des Schädels beanspruchen dürfen. Allerdings weisen hier sowohl die thatsächlichen Angaben als auch die Deutung derselben größere Widersprüche auf, als das in Bezug auf die Kopfmuskulatur der Fall ist. Besonders ist es hier die Frage nach dem Schicksal der von der Ganglienleiste abstammenden Zellen, die im Vordergrunde des Interesses steht, deren Lösung aber noch nicht gelungen ist. Von Einigen (PLATT, GORONOWITSCH, NEAL u. A.) wird behauptet, dass Zellen der Kopfganglienleiste zur Bildung des Stützgewebes im Bereiche des Kopfes beitragen: ich bin dieser Ansicht entgegengetreten (CORNING, 99), freilich ohne die Bestimmung der fraglichen Zellen endgültig entscheiden zu können.

Ich gebe im Folgenden eine Zusammenfassung der bisher gesicherten Thatsachen, die sich auf die Entwicklung der Augenmuskeln und der Augenmuskelnerven beziehen.

1) Die Oculomotoriusmuskulatur entsteht aus der Wandung der ersten Kopfhöhle dadurch, dass Ausstülpungen oder Wucherungen derselben gegen den Bulbus, sowie gegen die mediane Wand der Orbita auswachsen und sich dabei von ihrem Mutterboden loslösen. Diese Muskelanlagen gehen von dem dorsalen und ventralen Theile der Kopfhöhlenwandung aus; während diejenigen Abschnitte der Wandung, die sich nicht an der Bildung von Muskelanlagen betheiligen, verschwinden, ohne durch Proliferation größere Mengen von Kopfmesenchym zu liefern.

2) Der N. oculomotorius tritt, in einen dorsalen und einen ventralen Ast getheilt, an die Kopfhöhle heran, und verzweigt sich zunächst an die dem Bulbus abgewandte Fläche der Muskelanlagen.

3) Der N. oculomotorius ist ein ventraler Nerv, der sich nach Art eines ventralen Rumpfnerven entwickelt. Für Selachier ist diese



Angabe mehrmals gemacht worden, zuletzt von NEAL. Ich habe die früheste Entwicklung des N. oculomotorius bei der Ente verfolgt, und kann bestätigen, dass er genau nach Art einer ventralen Spinalwurzel entsteht. Er hat mit der Trigemiusanlage nichts zu thun.

4) Der M. obliquus superior entsteht aus dem dorsalen Theile des zweiten Somiten, dessen im Mandibularbogen zur Ausbildung gelangende Muskelprodukte von dem Trigemius innervirt werden. Der dorsale Theil des zweiten Somiten wächst dorsalwärts über den Bulbus aus, löst sich alsdann von seinem Mutterboden ab, und gelangt sekundär in Verbindung mit seinem späteren Ursprung und Ansatz.

5) Der N. trochlearis entsteht aus einem Theil der Trigemiusganglienleiste, oder an Stelle eines Theiles dieser Anlage. Der Modus der Entwicklung ist vorläufig unklar. Der Nerv geht als einziger Hirnnerv von der Schlusslinie des Hirnrohres auch noch beim Erwachsenen aus.

6) Der M. rectus externus entsteht aus einer (nach SEWERTZOFF, 98, aus zwei) Kopfhöhle, die über dem Hyoidbogen gelegen ist und durch Auswachsen lateral- und rostralwärts an den Bulbus gelangt.

7) Der N. abducens ist, wie der N. oculomotorius, als eine ventrale Wurzel aufzufassen. Der N. trochlearis ist ein dorsaler, ursprünglich vielleicht gemischter Nerv.

8) Die Oculomotorius- und die Abducensmuskulatur sind als Produkte des dorsalen Mesoderms aufzufassen, der M. obliquus superior stellt eine Abgliederung der (splanchnischen) Muskulatur des Mandibularbogens dar.

Im Vergleich mit dem Thatfachenmaterial, mit welchem uns die Untersuchung der Ontogenese der Augenmuskeln und der Augenmuskelnerven bekannt gemacht hat, sind die Ergebnisse der vergleichend-anatomischen Forschung bisher etwas dürftige. Man erhält zunächst von dem Studium der Litteratur den Eindruck, dass die Augenmuskeln in der ganzen Reihe der Wirbelthiere ein recht gleichförmiges, eintöniges Verhalten aufweisen, wenn man von einzelnen Verschiedenheiten in der Art der Innervation absieht. Die Hauptdifferenzirung, wenigstens der Mm. recti, scheint darin zu bestehen, dass sie mit der genaueren Abgrenzung der Orbita von der Umgebung, ihren Ursprung in caudaler Richtung verschieben, indem sie in der Nähe des Foramen opticum entspringen. Ferner geht aus dem Studium der Litteratur hervor, dass in der aufsteigenden Thierreihe Unterschiede sich geltend machen, sowohl in Bezug auf die Innervation, als auch in Bezug auf das Lageverhältnis der einzelnen

Äste des N. oculomotorius zum N. opticus. Diese Verhältnisse haben zuerst durch ALLIS (98) eine Beurtheilung erfahren, die auch von GEGENBAUR in der neuen Auflage seiner vergleichenden Anatomie (I, pag. 942) angeführt wird. ALLIS glaubt nachweisen zu können, dass eine strenge Homologie der einzelnen Augenmuskeln bei den verschiedenen Klassen nicht aufrecht zu erhalten sei. Er stützt sich dabei auf die Verhältnisse der Innervation. So soll der M. rectus superior bei Ganoiden, Teleostiern und Anuren aus einer Muskelanlage entstehen, welche bei Elasmobranchiern, Dipnoern und Urodelen den M. rectus superior und den M. rectus internus hervorgehen lässt. Bei den ersteren innervirt der obere Ast des N. oculomotorius bloß den M. rectus superior, während der untere Ast des Oculomotorius den M. rectus internus, rectus inferior und obliquus inferior innervirt. Bei den letzteren geht der obere Ast zum M. rectus superior und zum M. rectus internus, der untere Ast zum M. rectus inferior und zum M. obliquus inferior. In der einen Reihe der Fälle verläuft der Ast zum M. rectus internus über (dorsal vom) N. opticus, in der anderen Reihe der Fälle unter (ventral vom) N. opticus. ALLIS schließt aus diesem Verhalten, dass der M. rectus internus der Ganoiden, Teleostier und Anuren nicht für homolog zu erachten sei dem M. rectus internus der Elasmobranchier, Dipnoer und Urodelen. Auch die Angabe von P. FÜRBRINGER, dass der N. abducens bei Petromyzon nicht bloß den M. rectus externus, sondern auch den M. rectus inferior innervire, erscheint geeignet, der bisher bestehenden Vorstellung von der Gleichartigkeit der Augenmuskeln in der Thierreihe erheblich Eintrag zu thun.

Aus zwei Gründen hielt ich die Prüfung dieser Angaben für wichtig. Erstens ist es wohl von vorn herein auffallend, dass bei so nahe verwandten Formen, wie Anuren und Urodelen eine derartige Verschiedenheit in dem Verhalten der Muskulatur nachweisbar sein sollte, und in zweiter Linie musste es von Interesse sein festzustellen, wie Veränderungen in dem Ursprung der Muskulatur, sowie in ihrer Innervation in der aufsteigenden Thierreihe sich unter einander in Beziehung bringen lassen.

Was die Auffassung von ALLIS anbelangt, so wird sie scheinbar gestützt durch Befunde, die NUSSBAUM veröffentlicht hat (NUSSBAUM, 96 und 98) über die Innervation der Extremitätenmuskulatur bei Anuren. Er fand, dass bei Anuren die Innervation der Beuge- und Streckmuskulatur des Oberschenkels nicht mit den für Säugethiere festgestellten Verhältnissen übereinstimmt. So soll beim

Frosch der Nervus cruralis zu einigen ventralen Muskeln des Oberschenkels gehen, »während zu anderen Muskeln dieser Gegend, dem Triceps femoris, dem Sartorius, dem Adductor magnus und brevis Nerven ziehen, die in der Bahn des Ischiadicus verlaufen, also dorsal vom Becken hinziehen, während der Nervus cruralis ventral vom Becken gelegen ist«. Bei den Säugethieren geht dagegen kein Nerv von der dorsalen Seite her zu Muskeln der ventralen Seite. NUSSBAUM sucht diese Verhältnisse durch die Annahme zu erklären, dass Nervenfasern, die beim Frosch ursprünglich in dem N. ischiadicus verliefen, bei den höheren Thieren eine Umlagerung erfahren, um im N. cruralis zu verlaufen, und zwar soll diese Umlagerung während der Ontogenese stattfinden, »im Embryo ist somit die Möglichkeit für die Entstehung dieser Variation gegeben, wie wir sie beim fertigen Thiere finden, die aber in fertigen Thieren keine fortschreitende allmähliche Umformung erlitten haben können«.

Es wird sich nun fragen, ob an der Augenmuskulatur ähnliche Vorgänge Platz greifen. Ist die ALLIS'sche Annahme haltbar, dass bei nahe verwandten Formen eine Substituierung eines Muskels der dorsalen Anlage durch ein Muskelindividuum der ventralen Anlage stattfindet? Die von P. FÜRBRINGER für *Petromyzon* geschilderten Verhältnisse würden eine noch weitergehende Bedeutung haben, indem hier ein Muskelindividuum, das bei allen anderen Wirbelthieren vom N. oculomotorius versorgt wird, durch Abducensmuskulatur Ersatz findet. Wir könnten uns vielleicht vorstellen, dass gewisse koordinirte Bewegungen, die bei dem einen Thiere stärker ausgebildet sind, als bei dem anderen, leichter auszuführen wären, wenn die Centren der zu den betreffenden Muskeln verlaufenden Nerven in naher oder in unmittelbarer Verbindung mit einander stünden. Denken wir uns z. B., dass in dem von P. FÜRBRINGER beschriebenen Falle eine koordinirte Bewegung des M. rectus externus und des M. rectus inferior auszuführen wäre; da wäre es verständlich, wenn einer der beiden Muskeln an die Stelle des anderen rücken würde, um die Einheit der Innervation zu sichern. Ist es möglich zwischen den beiden von ALLIS aufgeführten Fällen Übergänge zu finden, die es erlauben den einen vom anderen ungezwungen abzuleiten, und an der Gleichartigkeit der Augenmuskulatur in der ganzen Thierreihe festzuhalten?

Schon von diesem Gesichtspunkt aus müsste ich eine vergleichend-anatomische Untersuchung der Augenmuskulatur für werthvoll halten. Aber noch andere Gründe ließen eine solche als aussichtsvoll

erscheinen. Es drängt sich auch bei oberflächlicher Untersuchung der Augenmuskulatur z. B. von Selachiern und von Säugethieren die Überzeugung auf, dass in Folge der starken Verschiebungen der Muskelursprünge und der Eintrittsstellen der Nerven die Verhältnisse der Innervation im Laufe der Phylogenie sich verändert haben. Während sich bei Selachiern die Äste des N. oculomotorius zu den dem Bulbus abgewandten Flächen der Mm. recti begeben, ist die Verzweigung bei Säugethieren in das Innere des Augenmuskelkegels hineingerückt, und die Nerven treten zu den dem Bulbus zugewandten Flächen der Muskeln. Es würde hier gelten, die speciellen Innervationsverhältnisse in der aufsteigenden Thierreihe zu verfolgen, und aus den nachweisbaren Verschiebungen der Muskeln und Nerven zu erklären. Es wird sich dabei auch fragen, ob die Eintrittsstellen, oder mit FROHSE (98) zu reden, die Eintrittsflächen der Nerven bestimmte Schlüsse in Bezug auf eine Drehung, oder Wanderung der Muskeln zulassen.

Ich habe auch, bis zum gewissen Grade, die Verhältnisse der Abducensmuskulatur berücksichtigt, sowie die Ableitung des M. retractor oculi von dem M. rectus externus. Mit Ausnahme der Angaben von WEBER über *Lacerta* (WEBER 77) und *Phoca* (WEBER 86), sowie von SAGEMEHL (83) über *Amia* hat der M. rectus externus und die Retractorenmuskulatur bloß spärliche Berücksichtigung gefunden, wenn auch die Lage und die Zusammensetzung des Augenmuskelkanales immer wieder in Handbüchern und Monographien erwähnt werden.

### *Selachier.*

Bei *Carcharias* sind die Ursprünge der Mm. recti um die Abgangsstelle des knorpeligen Augienstieles von der medialen Orbitalwand, sowie an der ersten Strecke des Augienstieles zusammengedrängt. Sie schieben sich mit sehnigen Faserzügen über und durch einander, und weisen nirgends größere Ursprungsfelder an der medialen Wandung der Orbita auf.

An dem Präparate, welches der Fig. 1 von *Carcharias* zu Grunde lag, ist der Conus der Mm. recti dargestellt, sowie die von oben her sichtbare Nervenverzweigung. Die Muskeln sind etwas aus einander gelegt, um den Augensattel, sowie den M. rectus inferior zur Ansicht zu bringen. Von Nerven sind zu sehen: der N. oculomotorius an seiner Eintrittsstelle, und seine fast sofortige Auflösung in Äste zum M. rectus superior, M. rectus internus, sowie den Ramus ventralis.



Muskelursprünge: Der *M. obliquus superior* und der *M. obliquus inferior* entspringen sehr weit vorn in der Orbita, und zwar in der Weise, dass der Ursprung des *M. obliquus inferior* weiter dorsalwärts und medianwärts liegt als derjenige des *M. obliquus superior*. Es kommt zu einer vollständigen Kreuzung der beiden Muskeln, indem der *M. obliquus superior* eine Strecke weit der oberen Fläche des *M. obliquus inferior* aufliegt.

Die Ursprünge der *Mm. recti* sind theils um die Abgangsstelle des knorpeligen Augienstieles von der medialen Orbitalwand zusammengedrängt, theils gehen sie auch auf den Augensiel über. Bloß der *M. rectus externus* entspringt mit fleischigen Fasern in größerem Umfange an der medialen Orbitalwand. Die übrigen *Mm. recti* entspringen zunächst von zwei Sehnenmassen, von denen sich die eine dorsal von der Abgangsstelle des Augienstieles von der medialen Orbitalwand rostralwärts hinzieht, während sich die andere caudalwärts davon an die mediale Orbitalwand festsetzt (Fig. 2). Andere Ursprünge beziehen die *Mm. recti* von der medialen Strecke des Augienstieles. Übrigens sind bei demselben Exemplar nicht unerhebliche Verschiedenheiten im Ursprung der *Mm. recti* rechts und links vorhanden, indem rechts die Muskeln aus einer mächtigeren Sehnenmasse hervorgehen als links.

Es geht die Zusammendrängung der Ursprünge entschieden weiter, als bei irgend einer der von TIESING (96) untersuchten Formen, vielleicht mit Ausnahme von *Torpedo* (TIESING's Fig. 2, Taf. V). Bei *Mustelus*, *Raja*, *Rhynchobatus* (TIESING, Taf. V) wird eine derartige Zusammenschiebung der Muskelursprünge vermisst, auch fehlt, wie es scheint, der theilweise Ursprung der *Mm. recti* von dem Augensiel. Bei keiner der von TIESING untersuchten Formen sehen wir ferner den Ursprung und die vollständige Kreuzung der *Mm. obliqui*, wie bei *Carcharias*. Bei *Torpedo* (TIESING, Taf. V Fig. 2) entspringen beide an einer horizontal verlaufenden Linie, rostralwärts der *M. obliquus superior*, caudalwärts der *M. obliquus inferior*; bei *Mustelus* und bei *Raja* entspringt der *M. obliquus superior* dorsal von dem *M. obliquus inferior*; beide Muskelursprünge sind durch einen weiten Raum von einander getrennt. Bei *Raja* entspringt der *M. obliquus inferior* von einer langen, annähernd wagrechten Linie am unteren Rande der Orbita. Es entsprechen diese Verhältnisse der Thatsache, die aus den Abbildungen von TIESING hervorgeht, dass auch die Ursprünge der *Mm. recti* bei *Selachiern* außerordentlich wechseln, aber bei keiner Form bis an den *Opticus* und an die

Opticusscheide heranrücken. Im Allgemeinen liegen die Ursprungsfelder caudal von der Eintrittsstelle des N. opticus; sie stehen derselben bei *Torpedo* bedeutend näher, als bei *Raja*. Eben so wenig lassen sich konstante Beziehungen zwischen den Ursprüngen der Mm. recti und der Abgangsstelle des knorpeligen Augenstieles von der medialen Wand der Orbita feststellen; bei *Torpedo* liegt die Abgangsstelle des Stieles rostral von den Ursprungsfeldern der Mm. recti, bei *Carcharias* entspringen die Mm. recti zum Theil von dem Stiel selber.

### Innervation der Augenmuskulatur bei Selachiern.

Der N. oculomotorius tritt vor und etwas dorsal von dem Augenmuskelkegel durch die mediale Orbitalwandung hindurch, und theilt sich, etwa 2 mm nach seinem Eintritt in einen vorderen (Ramus dorsalis) und einen hinteren Ast (Ramus ventralis). Der Ramus dorsalis giebt zunächst einen Ast ab, der in zwei bis drei Ästchen zerfallend an die vordere Kante sowie an die mediale Fläche des M. rectus internus verläuft. Der M. rectus internus geht annähernd horizontal aus der gemeinsamen Ursprungsmasse der Mm. recti hervor und dreht sich kurz nach seinem Ursprung in der Weise, dass die ursprünglich dorsalwärts sehende Fläche medialwärts sieht. Die Äste des Nerven erreichen den Muskel etwa in seinem zweiten Viertel, vom Ursprung an gerechnet. Der folgende Ast des Ramus dorsalis geht an das mittlere Drittel der dorsalen Fläche des M. rectus superior. Der ventrale Ast verläuft unter Ursprungsbündeln des M. rectus superior und des M. rectus internus hindurch, um den hinteren Umfang des knorpeligen Augenstieles herum, sowie um den hinteren Rand des M. rectus inferior nahe an seinem Ursprung, und begiebt sich zur ventralen Fläche des zuletzt erwähnten Muskels. Hier geht ein Ast zur ventralen, dem Bulbus abgewandten Fläche des M. rectus inferior; die Fortsetzung des Nerven verläuft ventral vom M. rectus inferior, sowie vom N. opticus mit mehreren Ästen zur Mitte der hinteren Kante des M. obliquus inferior.

Der N. trochlearis kommt etwa 1 cm rostralwärts von der Eintrittsstelle des Ramus supraorbitalis des Trigemini in die Augenhöhle, kreuzt den Ramus supraorbitalis, wobei er ventralwärts von demselben gelegen ist, und geht an den M. obliquus superior, den er, in mehrere Äste zerfallen, an der Mitte seines hinteren Randes erreicht.

Der N. abducens gelangt gerade caudal von dem Ursprung des

*M. rectus externus* in die Augenhöhle, um sich sofort an die laterale Fläche des Muskels anzuschließen und mit mehreren Ästen in denselben sich einzusenken.

Aus den Angaben von TIESING (pag. 79), sowie auch aus der Zusammenstellung von ALLIS (98, pag. 520—521) geht hervor, dass bei den verschiedenen Selachiern Modifikationen im Verlauf und in der Verästelung des *N. oculomotorius* stattfinden, die mit den Verschiebungen der Muskelursprünge und der Nerveneintritte in Zusammenhang stehen. Bei *Mustelus laevis* scheinen ähnliche Verhältnisse vorzuliegen, wie bei *Carcharias*. Der dorsale Ast durchbohrt den *M. rectus superior* und geht um den hinteren Umfang des knorpeligen Augenstiemes an die ventrale Fläche des *M. rectus inferior*. Bei *Raja*, *Torpedo* und *Rhinobatus* »schlägt sich der ventrale Ast um den *M. rectus superior* herum, ohne ihn zu durchbohren«. Nach SCHWALBE (1879), der von ALLIS citirt wird (pag. 521), soll der *Ramus ventralis* bei *Mustelus laevis* nicht den *M. rectus superior*, sondern den *M. rectus internus* an seinem oberen hinteren Rande durchbohren. Vielleicht liegen individuelle Verschiedenheiten dem Widerspruch zu Grunde; die bei *Carcharias* bestehenden Zustände dienen jedenfalls zur Aufklärung, indem hier der gemeinsame Ursprung des *M. rectus superior* und des *M. rectus internus* von dem ventralen Aste des *Oculomotorius* durchbohrt werden. Bei *Scyllium catulus* soll nach SCHWALBE (pag. 187) der *M. rectus superior* in der Nähe seines hinteren Endes von dem *R. ventralis* des *Oculomotorius* durchbohrt werden, und bei *Raja batis* verläuft der *R. ventralis* caudal von dem *M. rectus superior* nach abwärts (SCHWALBE, l. c., pag. 188 und TIESING, pag. 80). Offenbar ist keine dieser Varianten von principieller Bedeutung, sondern sie sind bedingt durch die Verschiebungen, welche in den Ursprüngen der verschiedenen Muskeln Platz greifen. Ich kann in diesem Zusammenhang die Bemerkung von ALLIS (pag. 522) unterschreiben. Er sagt: »These different relations of the oculomotorius to the internal and superior recti in elasmobranchs are due to, and are caused by the gradual shifting from before backwards of the origin of all the Recti muscles, and also of the place of exit of the oculomotorius from the cranium. As a result of this shifting the internal and superior recti at their origins either traverse, or are traversed by the issuing nerve. The nerve does not traverse the inferior recti also, by which it may, as in *Galeus canis* be pulled backward, and much diverted from its course, simply because, crossing the muscle as it does, midway in its length such

a process is, or would seem to be, impossible, without destroying or disturbing functionally the muscle.«

Ich habe außer *Carcharias* noch untersucht: *Heptanchus cinereus*, *Hexanchus griseus*, *Scyllium stellare*, *Galeus canis*, *Trygon pastinaca*, *Raja asterias*, *Squatina angelus*, *Mustelus laevis*.

*Heptanchus cinereus*. Der N. opticus ist viel kürzer als bei *Carcharias*; die Orbitalhöhle in lateraler Richtung wenig ausgedehnt. Die Länge des Opticus bei dem untersuchten Exemplar betrug 1 cm. Die Präparation wird dadurch wesentlich erleichtert, dass der Sinus venosus orbitalis sehr stark entwickelt ist und sich in beträchtlicher Ausdehnung zwischen der Muskulatur einlagert.

Die Mm. recti entspringen  $1\frac{1}{2}$  cm caudalwärts von der Eintrittsstelle des N. opticus in die Orbita, ungefähr in derselben Höhe. Eine Verschmelzung der Ursprünge, wie bei *Carcharias*, ist nur in beschränkter Ausdehnung vorhanden, in Form von Verbindungen zwischen den Mm. rectus superior und rectus inferior. Am weitesten rostralwärts liegt der Ursprung des M. rectus internus, der von einer vertikal verlaufenden, aber kurzen Ursprungsfläche ausgeht. Dann folgen caudalwärts der M. rectus superior und der M. rectus inferior; am weitesten caudalwärts liegt der Ursprung des M. rectus externus. Der gracile Augenstiel geht gerade unterhalb des Ursprunges des M. rectus superior von der medialen Orbitalwandung ab; einige Fasern der Mm. recti superior und inferior nehmen an demselben ihren Ursprung. Die beiden Mm. obliqui entspringen weit vorn in der Augenhöhle, von einer Vertiefung an der medialen Wandung. Ob diese Vertiefung mit dem später zu erwähnenden sogenannten vorderen Augenmuskelkanal mancher Teleostier zu vergleichen ist, mag dahingestellt bleiben.

Es ist für *Heptanchus* charakteristisch, dass alle Augenmuskeln von Nervenästen versorgt werden, die an die äußeren, dem Bulbus abgewandten Flächen der Muskeln herantreten.

N. oculomotorius. Sein Verlauf ist bei *Heptanchus* ganz besonders klar zu übersehen. Er tritt gerade über (dorsal von) dem M. rectus superior in die Augenhöhle und zerfällt sofort in eine ganze Reihe von Ästen. Die zwei oder drei vorderen gehen an die mediale, dem Bulbus abgewandte Fläche des M. rectus internus, dann folgen zwei Äste, die zu der dorsalen, dem Bulbus abgewandten Fläche des M. rectus superior verlaufen. Die Äste zum M. rectus superior und zum M. rectus internus treten ganz nahe am Ursprung der Muskeln in dieselben ein, oder liegen wenigstens



schon den Muskeln an. Die Fortsetzung des Oculomotoriusstammes geht um den hinteren Umfang des Augenstieles, sowie um den hinteren Rand des *M. rectus inferior*, giebt an die ventrale dem Bulbus abgewandte Fläche dieses Muskels zwei bis drei Ästchen ab, und endet, ventral vom *N. opticus* verlaufend, an der dorsalen und ventralen Fläche des *M. obliquus inferior*.

Der *N. abducens* geht caudal und etwas dorsal von dem Ursprung des *M. rectus externus* in die Orbita und tritt sofort an die dem Bulbus abgewandte Fläche des Muskels.

Der *N. trochlearis* geht erst sehr weit lateralwärts an der Grenze zwischen äußerem und mittlerem Drittel der hinteren Kante an den *M. obliquus superior*.

MILNES-MARSHALL hat in seiner Abhandlung über die Kopfhöhlen der Selachier (81), sowie in einer späteren, gemeinsam mit SPENCER verfassten Abhandlung über die Cranialnerven der Selachier (81) hervorgehoben, dass schon sehr frühzeitig der *N. oculomotorius* in zwei Äste zerfalle, von denen der eine dorsalwärts über die obere Wandung des Kopfhöhle hinwegziehe, während der andere, der hinteren Wandung der Kopfhöhle angelagert, ventralwärts verlaufe und gewissermaßen zwischen erster und zweiter Kopfhöhle eingekeilt sei. Bei der Entwicklung der Oculomotoriusmuskulatur von dem dorsalen und ventralen Umfang der Kopfhöhlenwandung, in Form von Auswüchsen oder Ausbuchtungen derselben, die sowohl gegen den Bulbus als gegen die mediale Wandung der Orbita auswachsen, kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die Nervenäste zunächst an diejenige Fläche der Muskelanlagen herantreten werden, die der Kopfhöhlenwandung, und damit auch beim Auswachsen dem Bulbus abgewandt sind. Leider ist die weitere histogenetische Umbildung der betreffenden Muskelanlagen bei Selachiern noch nicht untersucht worden, wie auch die Verfolgung der Nervenfasern in frühen Stadien der Entwicklung mit unseren heutigen Methoden noch nicht gelingt. Aber das oben erwähnte Verhältnis von Muskel und Nerv darf wohl als der Ausgangspunkt für den Zustand angesehen werden, den wir bei den verschiedenen Wirbelthieren antreffen. Bei Selachiern ist derselbe noch am vollkommensten gewahrt, und es dürfte daher wohl angezeigt erscheinen, bei der Betrachtung der Augenmuskeln von hier auszugehen. Wir werden sehen, dass der Verlauf des *Ramus ventralis n. oculomotorii* um den hinteren Rand des *M. rectus inferior*, der sich bis zu den Säugethieren hinauf findet, dem primitiven Verhalten von Nerv und Muskel entspricht.

Bei *Galeus canis* ist in Bezug auf den Ursprung der Augenmuskeln nichts Bemerkenswerthes zu erwähnen. Der Augenstiel geht vor den Ursprungsfeldern der Augenmuskeln von der medialen Wand der Augenhöhle ab. Der N. oculomotorius theilt sich sofort nach seinem Eintritt in die Augenhöhle in Äste, welche zur äußeren, dem Bulbus abgewandten Fläche der Mm. rectus superior und rectus internus gehen, und in einen ventralen Ast, welcher den M. rectus superior durchbohrt, indem er den Muskel nahe an seinem Ursprung in zwei nicht ganz gleiche Hälften theilt. Der weitere Verlauf des Ramus ventralis stimmt mit den für *Carcharias* und *Heptanchus* geschilderten Verhältnissen überein.

Die Durchbohrung des M. rectus superior bei *Galeus* durch den ventralen Ast des N. oculomotorius ist ohne Zweifel durch Verschiebungen des Muskelansatzes zu erklären. Die Thatsache ist schon von ALLIS (pag. 521 und Textfig. 1 und 2) hervorgehoben worden. Etwas Ähnliches findet sich bei *Carcharias*. Jedenfalls verdient der Befund eine gewisse Beachtung, weil daraus hervorgeht, dass ein Augenmuskel nicht nothwendigerweise von einem anderen Augenmuskel abstammen muss, wenn der letztere von dem zum ersteren gehenden Nerven durchbohrt wird. Es wird wohl Niemand behaupten, dass in diesem Falle der M. rectus inferior von der Anlage des M. rectus superior abstamme, weil der Nerv zum M. rectus inferior den M. rectus superior durchbohrt. Bei *Mustelus laevis* durchbohrt der ventrale Ast des N. oculomotorius den M. rectus internus, um sich alsdann zum hinteren Rande des M. rectus inferior zu begeben. Niemand wird hier den M. rectus inferior von der gleichen Anlage ableiten wollen, wie den M. rectus internus. Die Muskeln verändern eben ihre Ursprünge ohne Rücksicht auf Nerven oder Gefäße. SCHWALBE (79, pag. 185) macht gleichfalls die Angabe, dass der Ramus ventralis den M. rectus internus durchbohrt, TIESING (95, pag. 79) giebt an, dass der M. rectus superior durchbohrt wird; ich muss SCHWALBE's Angabe bestätigen, möchte es aber nicht für unwahrscheinlich halten, dass eine Variation dem Widerspruch zu Grunde gelegen sei.

Bei dem untersuchten Exemplar von *Mustelus laevis* geht der N. oculomotorius 4 mm rostralwärts von dem Ursprung des M. rectus internus in die Orbitalhöhle. Folglich verläuft der Ast zum M. rectus superior zunächst caudal und leicht dorsalwärts, um an die dem Bulbus abgewandte Fläche des M. rectus superior zu gelangen. Der Austritt des Nerven erklärt auch den Verlauf des Ramus ventralis.

Derselbe geht nach dem Ursprung der zum *M. rectus superior* und zum *M. rectus internus* verlaufenden Äste durch einen Theil des *M. rectus internus* ventralwärts hindurch, um den hinteren Rand des *M. rectus inferior* zu erreichen, und gelangt dann wie bei anderen Selachiern, um die ventrale, dem Bulbus abgewandte Fläche des *M. rectus inferior* zum *M. obliquus inferior*. Der *Ramus ventralis* erleidet fast immer, wie ALLIS bemerkt, eine starke Ablenkung in caudaler Richtung.

Bei *Trygon pastinaca* kommt der *Oculomotorius* gleichfalls rostral von dem Ursprung des *M. rectus internus* in die Augenhöhle und der *Ramus ventralis* nimmt einen ähnlichen schräg lateral und caudalwärts gerichteten Verlauf, wie bei *Mustelus*. Nur geht er nicht durch den *M. rectus internus*, sondern über die obere Kante des Muskels, nahe an dem Ursprung desselben, und durchbohrt dann den *M. rectus superior*, um an den caudalen Umfang des recht mächtigen Augenstieles, sowie an den hinteren Rand des *M. rectus inferior* zu gelangen. Bei *Trygon* sind die beiden *Mm. obliqui* sehr stark entwickelt, der *M. obliquus superior* allein ist fast so mächtig, wie drei der *Mm. recti* zusammengenommen. Der *M. obliquus inferior* entspringt von einer ziemlich ausgedehnten Linie, am unteren Rande der knorpeligen Orbita, da wo dieselbe in die Basis cranii übergeht.

Bei *Hexanchus* entspringen die *Mm. recti* sehr weit hinten in der Orbita, wo sie in einer Vertiefung, um den Augenstiel herum angeordnet sind. Der ventrale Ast des *N. oculomotorius* durchbohrt weder den *M. rectus superior*, noch den *M. rectus internus*. Die *Mm. obliqui* entspringen sehr nahe neben einander, in der vorderen Partie der Orbita.

Ich habe bei der Erklärung der Verschiedenheiten, die sich in der Innervation der Augenmuskeln bei Selachiern zeigen, zunächst bloß die Wanderung der Muskeln in Anspruch genommen. Einen anderen Faktor, der bei einer Untersuchung der Ontogenese zu berücksichtigen wäre, finden wir in dem Wachsthum der Augenanlage. Es hat SEWERTZOFF (99, pag. 243—244) auf diese Verhältnisse hingewiesen, und die Verlagerung des Auges mit der Ausbildung der Scheitelkrümmung des Gehirns in Zusammenhang gebracht. Er sagt (pag. 244): »Als Resultat bekommen wir, dass die Anlagen der Augenmuskeln ihre Lage in der Nähe des Auges auf verhältnismäßig späten Stadien der Entwicklung wegen einer mit der Ausbildung der Scheitelkrümmung des Gehirns verbundenen Verlagerung des Auges einnehmen.« Es wird wohl erst durch eine auf Plattenrekonstruktion beruhenden Unter-

suchung möglich sein, den Einfluss der Verlagerung des Auges auf die späteren Entwicklungsgänge der Augenmuskulatur festzustellen; vor der Hand will es mir erscheinen, als ob dieser Faktor wohl von bedeutendem Einflusse sein dürfte, wie auch vielleicht die verschiedene Größe des Bulbus geeignet sein mag, Verschiedenheiten des Ursprunges und der Insertion der Augenmuskulatur, sowie der Lage der einzelnen Nervenäste zu erklären.

### *Chimaera.*

Ich füge hier die Beschreibung der Augenmuskeln und der Augenmuskelnerven von *Chimaera* an (Fig. 3), da im Wesentlichen ähnliche Verhältnisse bestehen wie bei *Selachiern*. Kein Muskel entspringt bei *Chimaera* von der Scheide, oder von der Umgebung der Eintrittsstelle des N. opticus. Der N. opticus geht rostralwärts von der Stelle, wo die Mm. rectus superior, inferior und externus entspringen, in die Orbitalhöhle. Wir müssen bei Betrachtung der Augenmuskulatur zwischen Muskeln unterscheiden, welche caudal entspringen (Mm. rectus superior, rectus inferior und rectus externus) und solchen, die vor der Querebene entspringen, in welche der N. opticus eintritt (Mm. rectus internus, obliquus superior und obliquus inferior).

1) Caudal von der Querebene des Opticuseintrittes entspringende Muskeln.

M. rectus superior entspringt unmittelbar über der Eintrittsstelle des N. oculomotorius in die Augenhöhle, ca. 1 cm caudalwärts von der Eintrittsstelle des N. opticus, in einer etwas weiter dorsalwärts gelegenen Ebene, als diejenige des Opticuseintrittes. Die annähernd horizontal gestellte Ursprungslinie des Muskels ist sehr kurz.

M. rectus externus. Sein Ursprung stößt unmittelbar an den Ursprung des vorigen an. Die Ursprungslinie des M. rectus externus liegt weiter lateralwärts als diejenige des M. rectus superior, unmittelbar rostralwärts von der Eintrittsstelle des N. abducens, welcher sich sofort an die dem Bulbus abgewandte Fläche des Muskels verzweigt.

M. rectus inferior ist in seinem Ursprung von den beiden eben genannten Muskeln vollständig getrennt. Er entspringt von einem kleinen Felde, welches rostral- und etwas ventralwärts von dem unteren Ende der Ursprungslinie des M. rectus externus gelegen ist. In dem Winkel zwischen dem Ursprung des M. rectus inferior und



demjenigen des *M. rectus externus* geht der ventrale Ast des *N. oculomotorius* nach abwärts, um sich an der ventralen Fläche des *M. rectus inferior* entlang zum *M. obliquus inferior* zu begeben.

2) Muskeln, die vorn in der Orbita von der medialen Wand der Orbita entspringen.

*M. rectus internus* entspringt an der vorderen Grenze des membranösen Septums, da, wo dasselbe sich mit dem knorpeligen Schädel in Verbindung setzt. Die Ursprungslinie des *M. rectus internus* ist sehr ausgedehnt, 8—10 mm lang, und steht schief, indem sie theilweise auf das Septum übergreift. Sie liegt etwas caudal von dem Ursprung des *M. obliquus superior* und *obliquus inferior*, die letztgenannten Muskeln werden durch den zum Bulbus ziehenden *M. rectus internus* theilweise überdeckt, folglich sind ihre Ursprünge auf Fig. 3 nicht zu erkennen.

Der *M. obliquus superior* entspringt etwa 6 mm weiter rostralwärts als der *M. rectus internus* von dem oberen Umfang der Öffnung, durch welchen der *N. supraorbitalis* aus der Orbita austritt.

Der *M. obliquus inferior* entspringt ungefähr 4 mm tiefer als der *M. obliquus superior*.

Der *N. oculomotorius* tritt ventral von dem Ursprung des *M. rectus superior* in die Augenhöhle und theilt sich sofort in drei Äste. Von diesen geht der eine (*a*) gerade dorsalwärts und begiebt sich an die dem Bulbus zugewandte Fläche des *M. rectus superior*, nahe am Ursprung des Muskels. Ein zweiter Ast (*b*) verläuft leicht ansteigend am Septum orbitale hin, bis ungefähr in die mittlere Höhe der Ursprungslinie des *M. rectus internus*, wo er sich an die dem Bulbus zugewandte Fläche des Muskels vertheilt. Der Ast verläuft also dorsal von dem *N. opticus*. Der dritte, mächtigste Ast (*Ramus ventralis*, *c*) geht in dem Winkel zwischen dem *M. rectus externus* und dem *M. rectus inferior* an die untere, dem Bulbus abgewandte Fläche des letztgenannten Muskels, dem er zwei bis drei feine Äste abgiebt, um im *M. obliquus inferior*, den er etwa in der Mitte erreicht, zu endigen.

Der *N. trochlearis* tritt durch den medialen, knorpeligen Theil der Orbitalwandung hindurch, ungefähr in der Querebene, in welcher die *Mm. rectus superior*, *rectus inferior* und *rectus externus* entspringen, kreuzt, von unten herkommend, den oberen Ast des *N. trigeminus* und gelangt leicht dorsalwärts ansteigend an die Mitte der caudal und medianwärts gerichteten Kante des *N. obliquus superior*.

Der *N. abducens* kommt unmittelbar caudal von der Eintrittsstelle

des N. oculomotorius in die Augenhöhle und geht sofort an die dem Bulbus zugewandte Fläche des M. rectus externus.

Zwei Punkte verdienen bei Chimaera Beachtung; erstens der eigenthümliche Ursprung des M. rectus internus, und zweitens der Verlauf des Oculomotoriusastes, der zu diesem Muskel herantritt. Ein ähnlicher Ursprung des M. rectus internus findet sich bloß noch bei Petromyzon. ALLIS (98) und nach ihm GEGENBAUR (98, pag. 942) betrachten diesen Zustand als einen ursprünglichen, denn ein einmal zum Grunde der Orbita gelangter Muskel würde diesen Vortheil für seine Funktion nicht wieder aufgeben. Ich kann diese Ansicht nicht theilen. Es ist schon durch die Befunde der ontogenetischen Untersuchung wahrscheinlich, dass die Mm. recti von hinten her an den Bulbus herantreten und auch caudal von der Eintrittsstelle des Opticus entspringen. Bei einer seichten Orbitalhöhle ist es oft nicht möglich, vom »Grunde der Orbita zu sprechen«. Dass mit einem veränderten mechanischen Problem der Bewegung des Bulbus der M. rectus internus rostralwärts, und zwar dorsal vom Bulbus rücken wird, halte ich für wahrscheinlicher, als dass er sich von einer ursprünglich rostralwärts gelegenen Stelle caudalwärts zurückziehen würde. Der Verlauf des Nerven würde der Wanderung des Muskels entsprechen.

Ein principieller Unterschied besteht meiner Ansicht nach nicht zwischen den Zuständen bei Selachiern und denjenigen bei Chimaera; der einzige Unterschied, der sich in Bezug auf die früher berücksichtigten Innervationsverhältnisse anführen ließe, wäre der, dass bei Chimaera der Zweig des Oculomotorius an den M. rectus superior und an den M. rectus internus an die dem Bulbus zugewandten und nicht an die dem Bulbus abgewandten Flächen der betreffenden Muskeln gelangen.

ALLIS führt noch die Dipnoer und die Urodelen auf, als zwei Formen, bei denen der M. rectus superior und der M. rectus internus von dem dorsalen Aste des N. oculomotorius innervirt werden. Was Protopterus anbelangt, so theilt F. PINKUS (95, pag. 282) mit, dass der N. oculomotorius sich in drei Äste theile, von denen der eine den mit dem N. oculomotorius verlaufenden N. abducens darstellt. »Der ventrale Ast bleibt ventral vom N. opticus, der mittlere liegt lateral vom N. opticus (abducens); der dorsale rückt an seine dorsale Seite.« Der ventrale Ast geht zum M. rectus inferior und zum M. obliquus inferior, der dorsale Ast geht zum M. rectus superior und zum M. rectus internus. Es würden also dieselben Innervationsverhältnisse vorliegen, wie bei Selachiern und bei Chimaera.

Den drei besprochenen Formen stelle ich gegenüber diejenigen Formen, bei denen die Verbreitung des N. oculomotorius in der Weise erfolgt, dass der Ramus dorsalis bloß den M. rectus superior versorgt, während der Ramus ventralis den M. rectus inferior internus und M. obliquus inferior innervirt. Hierher gehören die Teleostier, Ganoiden, Sauropsiden und Säugethiere.

### *Teleostier.*

Bei *Esox lucius* (Fig. 4) besitzt kein Augenmuskel Beziehungen zur Eintrittsstelle oder zur Scheide des N. opticus. Die Eintrittsstelle des Nerven liegt dorsal und rostral von dem Ursprungsfelde der Mm. rectus superior, rectus internus und rectus inferior (Fig. 4).

1) Die Mm. rectus superior, rectus internus und rectus inferior entspringen ventral und caudalwärts von der Eintrittsstelle des N. opticus, und zwar zum größten Theil von dem Septum interorbitale. Der N. opticus legt sich bei seinem Verlaufe von der medialen Orbitalwand zum Bulbus hin in den Winkel, der durch den Ursprung der Mm. rectus superior und rectus internus gebildet wird. Der M. rectus internus entspringt von einer annähernd senkrecht verlaufenden Linie, die ventral und caudal von der Eintrittsstelle des N. opticus ihren Anfang nimmt (Fig. 4); der M. rectus superior und inferior entspringen in einem caudalwärts von der Ursprungslinie des M. rectus internus gelegenen Felde. Der M. rectus superior und der M. rectus inferior sind an ihren Ursprüngen mehr oder weniger mit einander verbunden.

2) Die Mm. obliqui entspringen in der vorderen Partie der Orbita, zum größten Theil von einer annähernd wagerecht verlaufenden Linie. Nur der M. obliquus superior greift mit dem caudalen Theil seines Ursprunges über diese Linie dorsalwärts empor, so dass eine theilweise Kreuzung der Fasern der Mm. obliqui entsteht. Die erwähnte Ursprungslinie dieser Muskeln liegt in einer seichten Bucht der medialen Orbitalwand, die jedoch kaum die Bezeichnung eines vorderen Augenmuskelkanales verdient.

3) Der M. rectus externus weist zwei Ursprungsportionen auf, eine rostrale und eine caudale. Beide Portionen vereinigen sich zu dem einheitlichen Muskelbauch, der sich an dem lateralen Umfang des Bulbus festsetzt. Die rostrale Ursprungsportion geht von einer Linie aus, die sich annähernd senkrecht, gerade caudal von

dem Ursprung der *Mm. rectus superior* und *rectus inferior* hinzieht; der daraus hervorgehende Muskelbauch verläuft lateralwärts. Die caudale Ursprungsportion entspringt in einer Ausdehnung von ungefähr 1 cm innerhalb des *Canalis muscularis*, verläuft mit der Medianebene parallel rostralwärts und vereinigt sich an der Ausmündung des relativ kurzen *Canalis muscularis* mit der rostralen Ursprungsportion, indem sie lateralwärts umbiegt, um den größten Theil des gemeinsamen, an den *Bulbus* inserirenden Muskelbauches zu bilden. Innerhalb des *Canalis muscularis* ist der Muskel bloß durch eine Membran von dem anderseitigen Muskelbauch getrennt. Die aus dem Muskelkanal austretende Ursprungsportion bleibt nur eine kurze Strecke weit selbständig, bevor sie sich mit der rostralen Ursprungsportion vereinigt.

### Innervation der Augenmuskeln bei Teleostiern.

Der *N. oculomotorius* kommt dorsal von der Ausmündung des Augenmuskelkanals in die Augenhöhle und theilt sich sehr bald in einen dorsalen und einen ventralen Ast. Der dorsale, schwächere Ast verläuft zum lateralen Rande und zur ventralen dem *Bulbus* zugewandten Fläche des *M. rectus superior*, den er an der Grenze zwischen mittlerem und medialem Drittel erreicht. Der ventrale Ast giebt zunächst einen Zweig ab, welcher an die dem *Bulbus* zugewandten Flächen des *M. rectus internus* und des *M. rectus inferior* gelangt. Die Fortsetzung des Stammes geht in dem Winkel zwischen *M. rectus externus* und *M. rectus inferior* um den hinteren Rand des letztgenannten Muskels zum *M. obliquus inferior*.

Wir haben hier, im Vergleich mit den für Selachier und für Dipnoer bestehenden Verhältnissen einen dorsalen Ast des *N. oculomotorius*, der bloß zum *M. rectus superior* verläuft, und einen ventralen Ast, der den *Mm. rectus internus*, *rectus inferior* und *obliquus inferior* versorgt. Beachtenswerth ist es, dass der Zweig zum *M. rectus internus* von dem ventralen Aste abgeht, bevor derselbe um den hinteren Rand des *M. rectus inferior* herumtritt. Ich werde in der Folge auf diesen Punkt zurückkommen.

HERRICK (99) hat für *Menidia* im Wesentlichen das gleiche Verhalten der *Oculomotorius*äste beschrieben, wie ich es so eben für *Esox* nachgewiesen habe. Nur zerfällt der *Oculomotorius* bald nach seinem Eintritt in die Augenhöhle in eine ganze Anzahl von Ästen, von denen derjenige zum *M. rectus superior* oberhalb des *N. opticus* verläuft.



während diejenigen zum *M. rectus internus*, *M. rectus inferior* und *M. obliquus inferior* unterhalb des *N. opticus* liegen. Man kann kaum einen ventralen Ast dem dorsalen Aste gegenüberstellen (s. HERRICK's Taf. XV und Fig. 13). Jedenfalls verläuft bei *Menidia* der Ast zum *M. rectus internus* und zum *M. rectus inferior* nicht, wie das von ALLIS für *Amia* angegeben wird, unter, sondern über dem *M. rectus inferior*, genau das gleiche Verhalten wie bei *Esox* (s. meine Fig. 4). Ich kann also die Bemerkung von HERRICK (pag. 391) über die Ungleichartigkeit der Verhältnisse bei *Amia* und Teleostiern im Gegensatze zu den Angaben von ALLIS unterschreiben.

Der *N. abducens* kommt lateral von der Ausmündung des Augenmuskelkanales in die Orbita und senkt sich sofort in den von den beiden Ursprungsportionen gebildeten gemeinsamen Muskelbauch.

Der *N. trochlearis* kommt caudal von der Querebene, in welcher der *N. opticus* in die Augenhöhle gelangt, zum Vorschein und geht, leicht aufsteigend, zum hinteren Rande des *M. obliquus superior*.

Ich füge hier einige Bemerkungen an über den *M. rectus externus* bei Teleostiern, die geeignet sind, ein Licht auf die Stellung der Abducensmuskulatur, speciell auf die Ausbildung eines *M. retractor bulbi* zu werfen.

Die Funktion des *M. rectus externus* bei *Esox* erhält eine bedeutende Verstärkung durch die Verlagerung des Muskelursprunges in caudaler Richtung. Ich glaube, dass wir darin die erste Andeutung erblicken dürfen von der Ausbildung einer Retraktorenmuskulatur, wie sie uns bei Reptilien und noch mehr bei verschiedenen Säugethieren in typischer Weise entgegentritt. Bei *Esox lucius* ist die Ausdehnung des Augenmuskelkanales geringer als z. B. beim Lachs (s. Fig. 5). Derselbe wird begrenzt durch das Basioccipitale caudal und dorsalwärts, und durch das Parasphenoid ventralwärts. Eine median gestellte Membran scheidet den Augenmuskelkanal einer Seite von demjenigen der anderen Seite; zugleich dient die Membran als Ursprungsfläche für die *Mm. recti externi*. Der Knochenkanal erreicht nicht das caudale Ende vom Basisphenoid.

Beim Hecht fand VROLIK (73, pag. 264), dass sich der Augenmuskelkanal noch in relativ später Zeit der Entwicklung in caudaler Richtung ausdehnt: »An einem Schädel von 13,5 cm Länge fand ich das hintere Ende vom Augenmuskelkanal von Knorpel umgeben auf einem Querschnitt, der ungefähr 1 mm vor dem Glossopharyngeusloch gelegen war. An einem Schädel von 16 cm fand ich das Ende

vom Augenmuskelkanal auf einem Querschnitt durch das Vagusloch.« Ich selbst konnte Ähnliches bei *Leuciscus rutilus* feststellen.

Innerhalb des Kanales entspringt bei *Esox* nur die caudale Ursprungsportion des *M. rectus externus*.

Beim Lachs ist der Augenmuskelkanal und mit ihm die caudale Ursprungsportion des *M. rectus externus* sehr ausgedehnt. Man übersieht die Verhältnisse am besten, wenn man den Schädel in der Medianlinie halbiert, oder wenn man in horizontaler Richtung Gefrierschnitte durch den Kopf anfertigt. Einen derartigen Schnitt habe ich in Fig. 5 wiedergegeben. In dem Werke von BRUCH über den Rheinlachs (75) ist der Augenmuskelkanal und der Ursprung des *M. rectus externus* durch die Abbildung von Sagittalschnitten durch den Lachskopf veranschaulicht (Taf. V Fig. 1 und 2). Aus der Fig. 1 von BRUCH geht hervor, dass der *M. rectus externus* in caudaler Richtung bis zum caudalen Ende des Basioccipitale reicht, ja noch eine Anheftung an den ventralen Umfang des ersten Wirbelkörpers gewinnt. Man kann die Richtigkeit der BRUCH'schen Angabe sehr leicht bestätigen, wenn man am halbierten Lachskopfe die Augenmuskeln von medianwärts her präpariert. Es lässt sich an diesen Präparaten auch feststellen, dass die Ursprungsfasern des *M. rectus externus* von der lateralen und dorsalen Wandung des Muskelkanales ausgehen, während keine Fasern von der medianen membranösen Wandung, welche die beiden Augenmuskelkanäle von einander trennt, entspringen. Die Zusammensetzung der lateralen wie der dorsalen Wandung des Augenmuskelkanales ist aus der Fig. 3 von BRUCH's Taf. V zu ersehen. Es nehmen an derselben Theil dorsalwärts das Basioccipitale und das Sphenoideum posterius, rostralwärts das Sphenoideum anterius und der hinterste Theil der knorpeligen Nasenscheidewand, ventralwärts das Parasphenoid und das Sphenoideum basilare. Der Muskel geht durch eine Öffnung, die durch das Sphenoideum posterius, Sphenoideum anterius, knorpeliges Orbitalseptum und Sphenoideum basilare begrenzt wird, aus dem Kanale heraus, biegt in einem lateralwärts offenen Winkel um und gelangt an den lateralen und caudalen Umfang des Bulbus.

Auch die *Mm. rectus superior, rectus inferior* und *rectus internus* zeigen Beziehungen zum Augenmuskelkanal. Der *M. rectus inferior* entspringt von dem Sphenoideum anterius, da wo dasselbe sich zur Bildung der medialen Begrenzung der Kanalmündung auszieht. Der *M. rectus superior* entspringt von dem unteren Umfang der Mündung und bezieht außerdem einzelne Fasern von der ventralen Wand des

Augenmuskelkanales. Der *M. rectus internus* entspringt von dem medialen Umfang der Öffnung; eine ziemlich beträchtliche Portion auch von dem vordersten Theile der unteren Wand des Kanales, sowie vom knorpeligen *Septum interorbitale*.

Bei Betrachtung der Fig. 5 erkennt man die Ausdehnung des *M. rectus externus* in caudaler Richtung. Der Augenmuskelkanal ist in seiner ganzen Ausdehnung getroffen; die Ursprungsfasern des *M. rectus externus* lassen sich bis zum ersten Wirbelkörper verfolgen. Die beiderseitigen Muskeln sind bloß durch eine dünne Membran von einander getrennt. Außer dem *M. rectus externus* sind noch angeschnitten der *M. rectus externus*, der *M. rectus superior* und der *M. obliquus superior*.

Die Zustände beim Lachs stellen in Bezug auf die Ausbildung des *M. rectus externus* ein Extrem dar, wenn man sie mit den zwei anderen, genauer untersuchten Formen, dem Hecht und dem Karpfen vergleicht. Außerdem ist hervorzuheben, dass beim Lachs der *Canalis muscularis* ganz außerhalb des knorpeligen Primordialschädels gelegen ist — ventralwärts hauptsächlich durch das Parasphenoid abgeschlossen. ALLIS giebt (pag. 492 und Fig. 11 auf Taf. XXI) eine Beschreibung und Abbildung des Augenmuskelkanales bei *Amia*, welcher hauptsächlich durch das knorpelige Cranium gebildet wird. Schon früher hat SAGEMEHL (83, pag. 215) den Augenmuskelkanal von *Amia* beschrieben. Er sagt darüber: »Somit besitzt auch *Amia*, wie viele Knochenfische, einen Augenmuskelkanal, der allerdings nur wenig ausgebildet ist und einer oberen, knöchernen Scheidewand gegen die Schädelhöhle hin ermangelt. Die *Nn. abducentes* durchbohren die Fascie von oben und treten sofort an die *Mm. recti externi*, so dass sie in der Orbita nicht sichtbar sind. Außerdem liegen in diesem Raume die Hauptstämme der *Aa. carotides*. Auf der Decke des abgeschlossenen Raumes liegt die *Hypophysis cerebri*, mit den *Lobis vasculosis*, in einer schwach ausgeprägten, trichterartigen Vertiefung.« Der Hauptunterschied zwischen dem Augenmuskelkanal von *Amia* und demjenigen der Knochenfische soll darin bestehen, dass die Decke bei den Teleostiern knöchern, bei *Amia* membranös ist. Außerdem soll bei Teleostiern der Kanal eine beträchtlichere Ausdehnung in caudaler Richtung erhalten als bei *Amia*, »es erfolgt dies durch Weiterwachsen der Augenmuskeln nach hinten, die sich auf diese Weise den Kanal selbst weiter aushöhlen«.

SAGEMEHL bespricht auch die Annahme von GEGENBAUR (72, pag. 78), nach welcher der Augenmuskelkanal der Teleostier aus

dem Canalis transversus der Selachier abzuleiten sei: »Bei Selachiern verläuft dieser Kanal von einer Orbita zur anderen quer durch die knorpelige Schädelbasis und setzt beide periorbitale Lymphsinuse unter einander in Verbindung; in einzelnen Fällen ist er gegen die Schädelhöhle bloß durch eine Membran verschlossen. Dicht vor diesem Canalis transversus liegen die Eintrittsstellen der Carotiden, die von dem ersteren bei einigen Formen ebenfalls nur durch eine Membran getrennt sind. In der Orbita inseriren sich die geraden Augenmuskeln in der nächsten Umgebung der äußeren Öffnung dieses Kanales; in deren nächster Nähe liegt ebenfalls, wenigstens bei einigen Selachiern (*Hexanchus*), die Austrittsöffnung des N. abducens.« Auch bei *Amia* sei der Augenmuskelkanal nicht vollständig von den Augenmuskeln ausgefüllt, sondern enthalte eine große Menge von lymphatischem Gewebe. SAGEMEHL meint, »dass *Amia* einen präformirten, an der Basis cranii gelegenen lymphatischen Raum besitze, in welchen erst sekundär die Ansatzstellen der *Mm. recti externi* hineinrücken«. Dieser präformirte Lymphraum kann aber, wenn wir uns nach homologen Gebilden bei niedrigen Fischen umsehen, nur dem Canalis transversus der Selachier entsprechen, welcher sich bei *Amia* ganz außerordentlich erweitert und verbreitert, und schließlich auch die Carotidenkanäle und die umgebenden Nerven, nahe ihren Austrittsöffnungen, in seinen Bereich gezogen hat. SAGEMEHL nimmt also die GEGENBAUR'sche Ableitung des Augenmuskelkanales der Ganoiden und Teleostier von dem Sinus transversus der Selachier als richtig an.

ALLIS (97, pag. 506) wendet gegen diese Auffassung ein, dass bei *Amia* eine Verbindung zwischen den periorbitalen Lymphräumen vorhanden ist, die als Homologon des Sinus transversus der Selachier zu betrachten sei. »The presence of this latter canal, together with an eye muscle canal in *Amia* shows definitely, that the latter is not derived from the former, as GEGENBAUR and SAGEMEHL were led to suggest.«

Über den Canalis muscularis beim Karpfen giebt SAGEMEHL Auskunft (91, pag. 574): »Der Augenmuskelkanal der Cyprinoiden ist in den meisten Fällen gut entwickelt und verhält sich nicht abweichend von demjenigen der Characiniden. Im vorderen Abschnitt wird er oben und lateral von den Petrosa begrenzt, nach hinten erstreckt er sich bis in das Occipitale basilare, unten wird er vom Parasphenoid geschlossen. Hinten ist er stets vollständig abgeschlossen; eine Eröffnung desselben an dieser Stelle, wie man sie



bei vielen anderen Teleostiern beobachtet (einige Characiniden, Clupeiden, Salmoniden), habe ich bei Cyprinoiden niemals beobachtet.«

Die Mm. rectus superior, inferior und internus entspringen bei *Cyprinus carpio* im Grunde der Orbita, theils von der Öffnung des Augenmuskelkanales, theils von den Wandungen des Kanales. Derselbe öffnet sich beiderseits in den hintersten Theil der Orbita; in caudaler Richtung sind die beiden Kanäle bloß durch eine dünne, median gestellte Membran, die theilweise den Mm. recti externi zum Ursprung dient, von einander getrennt. Der Kanal bleibt auf das Basisoccipitale beschränkt, und dehnt sich nicht, wie beim Lachs, bis zum vordersten Wirbelkörper hin aus. Der Augenmuskelkanal wird beim Karpfen nicht vollständig durch die Muskulatur ausgefüllt; es liegt darin auch eine nicht unbedeutliche Menge von Fett und Bindegewebe. Weitaus die Hauptmasse der in dem Kanal entspringenden Muskelfasern bilden den M. rectus externus; nur in geringerem Umfang entspringen die übrigen Mm. recti an den Wandungen des vordersten Abschnittes, sowie an der Öffnung in die Orbita.

Ich erblicke in der stärkeren Ausbildung des M. rectus externus, durch Ausdehnung seines Ursprunges in caudaler Richtung, die erste Andeutung der Differenzirung des Retraktorenapparates. Ein eigentlicher Retraktor bildet sich erst bei Amphibien aus, doch ist wohl die Annahme gestattet, dass auch bei denjenigen Teleostiern und Ganoiden, deren M. rectus internus in der erwähnten Weise ausgebildet ist, eine Retraktion des Bulbus mit der lateralen Drehung desselben verknüpft sein mag. Jedenfalls löst sich die Retraktorenmuskulatur in der ganzen Thierreihe von dem M. rectus externus ab, was aus der übereinstimmenden Innervation des Retraktor durch den M. abducens hervorgeht.

#### *Acipenser sturio.*

Die Augenhöhle ist recht klein, wenn man sie mit derjenigen von Selachiern oder von Teleostiern vergleicht. Sie wird rostralwärts durch den knorpeligen Schädel abgegrenzt, dorsalwärts und zum Theil auch ventralwärts durch die Muskulatur des Mandibularbogens. Sämmtliche Augenmuskeln sind lang und gracil.

Die Mm. recti (Fig. 6) entspringen nahe zusammen, etwas tiefer als die Eintrittsstelle des N. opticus und etwas weiter caudalwärts. Die Muskeln hängen theilweise an ihren Ursprüngen zusammen; keiner von ihnen erlangt einen größeren linearen Ursprung. Überhaupt

findet sich ein solcher, wie ich später genauer ausführen werde, nur bei denjenigen Formen, die einen sehr großen Bulbus und kurze Mm. recti besitzen (einzelne Teleostier, Sauropsiden).

Die Mm. obliqui entspringen ziemlich weit aus einander von der knorpeligen Schädelwandung; der M. obliquus superior in einer kleinen Vertiefung, gerade unterhalb der Grenze zwischen M. adductor mandibulae und der oberen knorpeligen Wandung der Orbita; der M. obliquus inferior etwa 12 mm tiefer.

#### Innervation der Augenmuskeln bei Acipenser.

Der N. oculomotorius kommt caudal und etwas dorsalwärts von dem Ursprung des M. rectus superior in die Augenhöhle und giebt sofort einen Ast an die dem Bulbus zugewandte Fläche des M. rectus superior ab. Sodann verläuft die Fortsetzung des Nerven als Ramus ventralis in dem Winkel zwischen M. rectus superior und M. rectus externus ventralwärts um die lateral- und caudalwärts sehende Kante des M. rectus inferior herum, nahe am Ursprung des Muskels. Hier giebt er einen Ast an die dem Bulbus abgewandte Fläche des M. rectus inferior und lässt als Endäste den Zweig zum M. rectus internus und denjenigen zum M. obliquus inferior hervorgehen, die beide um die ventrale Fläche des M. rectus inferior herum verlaufen. Vor der Theilung geht auf der einen Seite der ventrale Ast des N. oculomotorius unter einigen Fasern des M. rectus inferior hindurch.

Der N. trochlearis geht dorsal vom N. opticus an der Rinne zwischen M. levator mandibulae und knorpeliger Schädelwandung in die Orbitalhöhle und verläuft bogenförmig empor, um sich in den medialen, hinteren Rand des M. obliquus superior einzusenken.

Der N. abducens kommt gerade caudalwärts von der Eintrittsstelle des N. oculomotorius in die Augenhöhle und geht sofort an den medialen Rand des M. rectus externus und an seine laterale, dem Bulbus abgewandte Fläche.

Bei Acipenser haben wir Verhältnisse, die sich in Bezug auf die Innervation der Augenmuskeln dadurch von den bei *Esox* gegebenen unterscheiden, dass, ähnlich wie bei *Amia* der zum M. rectus internus verlaufende Oculomotoriusast, um den hinteren Rand des M. rectus inferior verläuft, während er bei *Esox* dorsal über die dem Bulbus zugewandte Fläche hinzieht.

*Amia.*

Die Zustände bei *Amia* scheinen im Großen und Ganzen mit den für *Acipenser* geschilderten übereinzustimmen. ALLIS (98, pag. 516—518) beschreibt sie in eingehender Weise. Die Mm. obliqui entspringen ganz nahe zusammen von der medialen Wand der Orbita in ihrem vordersten Theile, und zwar in einer seichten Vertiefung, die ALLIS mit dem von SAGEMEHL geschilderten »vorderen Augenmuskelkanal« gewisser Teleostier vergleicht. Der M. rectus externus entspringt von den Wandungen des Augenmuskelkanales, sowie von der Ausmündung desselben in die Orbita. Die drei anderen Recti entspringen zum größten Theil von der Öffnung des Augenmuskelkanales, greifen aber auch theilweise mit ihren Ursprüngen auf den rostralen Theil des Kanales über. Bei Larven soll der M. rectus internus am weitesten rostralwärts entspringen, dann folgen der M. rectus inferior und der M. rectus superior.

Innervation der Augenmuskeln bei *Amia*.

Der N. oculomotorius gelangt über dem N. opticus durch die Dorsalwand des Canalis orbitalis in die Augenhöhle. Der Nerv theilt sich in einen dorsalen und einen ventralen Ast; der erstere verläuft zur oberen und zur unteren Fläche des M. rectus superior. Der Ramus ventralis geht, genau wie bei *Acipenser*, zwischen M. rectus superior und M. rectus externus um den caudalen Rand des M. rectus inferior herum und gelangt an die ventrale, dem Bulbus abgewandte Fläche dieses Muskels. Er giebt auf dem Wege zwei Äste ab, die sich an die obere und untere Fläche des M. rectus inferior verzweigen. Zwei weitere Äste gehen von dem Nerven auf seinem Verlauf um den ventralen Umfang des M. rectus inferior ab und treten zu der lateralen, dem Bulbus zugewandten Fläche des M. rectus internus. Der letzte Ast des Ramus ventralis geht an die obere und untere Fläche des M. obliquus inferior.

Die Mm. rectus inferior und internus waren in einem der von ALLIS untersuchten Exemplare in ihrer halben Länge durch zwei bis drei Muskelbündel unter einander verbunden.

Die von ALLIS für *Amia* geschilderte Art der Oculomotoriusverzweigung weist in so fern einen Unterschied gegenüber den bei *Esox* bestehenden Verhältnissen auf, als bei *Amia* der Ast zum M. rectus internus erst jenseits der zum M. rectus inferior verlaufenden Äste abgegeben wird, und zwar nachdem der ventrale Ast des N.

oculomotorius an die ventrale dem Bulbus abgewandte Fläche des M. rectus inferior gelangt ist. Bei *Esox* geht der Ast zum M. rectus internus von dem Ramus ventralis des N. oculomotorius ab, bevor derselbe um den hinteren Rand des M. rectus inferior herumgetreten ist.

ALLIS (98, pag. 520 und 521) glaubt, dass ein ähnlicher Verlauf der Oculomotoriusäste sich auch bei *Polypterus bichir*, bei *Lepidosteus osseus* und bei *Callorhynchus* finde. Er beruft sich bei dieser Annahme auf VAN WIJHE's Darstellung (82). Für *Chimaera* lässt sich diese Behauptung nicht aufrecht erhalten, indem dieselbe sich in Bezug auf die Vertheilung des Oculomotorius den Selachiern anschließt; bei *Esox* geht, wie soeben hervorgehoben wurde, der Ast zum M. rectus internus von dem Ramus ventralis des N. oculomotorius ab, bevor der letztere um den hinteren Rand des M. rectus inferior ventralwärts gelangt ist. Weder bei *Chimaera*, noch bei Teleostiern verlaufen die zum M. rectus internus tretenden Nervenfasern um den hinteren Rand des M. rectus inferior herum. Bei Verfolgung dieser Verhältnisse haben wir nicht so sehr einen Gegensatz aufzustellen zwischen einer Form, bei welcher der Nerv zum M. rectus internus vom Ramus dorsalis des Oculomotorius abgeht, und einer Form, bei welcher er vom Ramus ventralis abgeht, als zwischen Formen, bei denen die zum M. rectus internus verlaufenden Fasern über dem M. rectus inferior, und solchen, bei denen die betreffenden Fasern unter dem M. rectus inferior verlaufen.

Für Amphibien hat ALLIS (pag. 524) aus dem Studium der Litteratur den Schluss gezogen, dass bei Urodelen ein Typus der Oculomotoriusverbreitung nachzuweisen sei, der mit demjenigen der Selachier übereinstimmt, während bei Anuren die Innervation derjenigen entspreche, die man bei Ganoiden und Teleostiern finde. ALLIS stützt sich hauptsächlich auf die Angaben von SCHWALBE (79).

Bei Urodelen sind die Schwierigkeiten der Untersuchung in Folge der geringen Größe der Gebilde sehr beträchtlich. Ich glaube, dass hier die Untersuchungen von PLESSÉN und RABINOVICZ, welche als Ergebnis die Rekonstruktion der Kopfnerven bei Salamanderlarven darbieten, wohl das größte Zutrauen verdienen. Bei Anuren hat neuerdings GAUPP die in Frage stehenden Verhältnisse wieder durchgearbeitet (GAUPP 99).

#### *Salamandra maculata* und *Rana*.

Bei *Salamandra maculata* und bei Tritonen soll der N. oculomotorius neben dem M. obliquus inferior nur den M. rectus inferior



und internus versorgen, während der Nerv für den *M. obliquus superior* auch den *M. rectus superior* versorgt. Diese Angabe, die von P. FÜRBRINGER (75, pag. 70) erwähnt wird, findet sich auch bei STANNIUS (54, pag. 148 § 75). Sie geht auf FISCHER zurück, der (43, pag. 26) für *Salamandra maculata* angiebt, dass der *N. oculomotorius* durch eine, in der Nähe des Foramen opticum gelegene Öffnung in die Augenhöhle trete, und sich hier in zwei Äste theile. Der obere Ast gehe zum *M. rectus internus*, der untere zum *M. rectus inferior* und zum *M. obliquus inferior*. Einen besonderen Ast des *N. oculomotorius* zum *M. rectus superior* fand FISCHER nicht, derselbe wurde dagegen von dem *Ramus nasalis trigemini* abgegeben, und FISCHER nahm, wohl mit Recht, an, dass ein Theil der Oculomotoriusfasern in die Bahn des *Ramus nasalis trigemini* übergehe, um so an den *M. rectus superior* zu gelangen. Diese Fasern werden, wie wir von vorn herein mit großer Wahrscheinlichkeit behaupten können, den *Ramus dorsalis* des Oculomotorius darstellen. In derselben Bahn, wie die Fasern zum *M. rectus superior*, verlaufen auch die Fasern zum *M. obliquus superior*, doch darf man aus dieser Thatsache nicht, wie es P. FÜRBRINGER thut, den Schluss ziehen, dass der *N. trochlearis* auch den *M. rectus superior* innervire. In der späteren Abhandlung über Perennibranchiaten und Derotremen (64, pag. 127) hebt FISCHER ganz besonders die Schwierigkeiten der Untersuchung hervor. Bloß bei *Siredon* sei es ihm gelungen, Folgendes festzustellen: »Der *N. oculomotorius* tritt vor und unter der Insertion des *M. rectus inferior* in die Augenhöhle und theilt sich in zwei Äste. Ein oberer Ast geht zum *M. rectus superior* und zum *M. rectus internus*, der andere tritt von unten her an den *M. rectus inferior* und giebt ihm Zweige. Ein Ast desselben tritt an der vorderen, lateralen Insertion dieses Muskels wieder aus demselben hervor, und läuft, dem Bulbus hart anliegend, an dessen Ventralfläche nach vorn und tritt in den *M. obliquus inferior* ein.« Den Verlauf des *N. abducens* konnte FISCHER nicht feststellen.

v. PLESSSEN und RABINOVICZ geben an, dass der *N. oculomotorius* durch eine Öffnung ventral von dem *N. opticus* in die Orbita gelange, über dem *M. rectus superior* gelegen sei und sich unter den ihn kreuzenden *Ramus nasalis trigemini* begeben.

Zuerst geht ein Ast zum *M. rectus superior* ab, dann ein *Ramus communicans* zum *N. trigeminus*, der mit vollkommener Sicherheit zu konstatiren sei. Darauf folgt ein *Ramus muscularis pro retractore bulbi*, der Ast zum *M. rectus inferior* und zuletzt der Ast zum *M.*

rectus internus. Die beiden Mm. obliqui werden von Ästen des Trigeminus versorgt — dieses Verhalten des N. trochlearis lässt sich verstehen. Für die Beurtheilung der zum M. obliquus inferior verlaufenden Fasern fehlt uns jeder Anhaltspunkt.

Für Rana machen ECKER-GAUPP (GAUPP, 99), folgende Angaben: Der N. oculomotorius theilt sich innerhalb der Orbita in einen Ramus dorsalis zum M. rectus superior, den er gewöhnlich durchsetzt, und einen Ramus ventralis, der um den hinteren Rand und die untere Fläche des M. rectus inferior herum zum M. obliquus inferior verläuft. Er giebt einen Ast zum M. rectus internus ab, bevor er an den hinteren Rand des M. rectus inferior gelangt.

Es ist recht schwer, sich unter den widersprechenden Angaben über die Amphibien zurechtzufinden. Das Schema, welches sich für Rana aufstellen ließe, würde ungefähr mit dem bei Teleostiern nachzuweisenden Verhalten übereinstimmen; es findet sich ein dorsaler zum M. rectus superior verlaufender Ast, ein ventraler Ast, der vor dem Verlauf um den hinteren Rand des M. rectus inferior einen Zweig zum M. rectus internus abgiebt, und als Fortsetzung des ventralen Astes Zweige zum M. rectus inferior und zum M. obliquus inferior. Der Unterschied gegenüber dem von v. PLESSEN und RABINOVICZ für Salamandra maculata geschilderten Verhalten besteht darin, dass bei Salamandra maculata der Zweig zum M. rectus internus von dem Ramus ventralis des Oculomotorius abgeht, nachdem derselbe sich um den ventralen Umfang des M. rectus inferior herum begeben hat. Der Unterschied ist derselbe, wie derjenige zwischen dem Verhalten bei Teleostiern und bei Amia.

### *Lacerta viridis.*

Die Abhandlung von M. WEBER giebt uns genauen Aufschluss über die der Augenmuskeln, und über die Art ihrer Innervirung bei *Lacerta viridis*.

Was die Muskelursprünge bei *Lacerta* anbelangt, so ist dafür charakteristisch, dass der M. rectus internus in nächster Nähe der Eintrittsstelle des N. opticus in die Orbita entspringt, während die übrigen drei geraden Augenmuskeln tief unterhalb des Foramen opticum entspringen. Ein »Augenmuskeltrichter« kommt also bei *Lacerta* nicht zu Stande.

Für das Verständnis der Muskelursprünge ist die Fig. 1 auf WEBER'S Taf. XVII am wichtigsten. Der M. rectus internus ent-

springt in einer langen caudalwärts etwas konkaven Linie, der vor dem Foramen opticum gelegen über demselben seinen Anfang nimmt und ventralwärts bis zur Höhe des Ursprunges der übrigen Augenmuskeln reicht. Über und etwas caudalwärts von der Eintrittsstelle des N. opticus geht der N. trochlearis in die Augenhöhle, caudal von dem Ursprung der übrigen Mm. recti des N. oculomotorius.

Die Mm. rectus superior, rectus inferior und rectus externus entspringen nahe zusammen ventral und etwas caudalwärts von der Eintrittsstelle des N. opticus. Der M. rectus externus entspringt in zwei Portionen.

Der M. obliquus inferior »entspringt von der Cartilago ethmoidalis, wo diese sich an den Knochen der vorderen Orbitalwand ansetzt«.

Der M. obliquus superior »entspringt oberhalb des letztgenannten Ursprunges in einer langen, caudalwärts absteigenden Linie«.

#### Innervation der Augenmuskeln bei Lacerta.

Der N. oculomotorius kommt in einiger Entfernung caudal von dem Ursprungsfelde des M. rectus superior in die Augenhöhle. Ein Ramus dorsalis geht zur Mitte der dem Bulbus zugewandten Fläche des M. rectus superior. Der Ramus ventralis verläuft gegen den caudal-lateralen Rand des M. rectus inferior und theilt sich in drei Äste. Der erste verläuft zur äußeren, dem Bulbus abgewandten Fläche des M. rectus inferior. Der zweite Ast verläuft an der ventralen, dem Bulbus abgewandten Seite des M. rectus inferior entlang zum M. obliquus inferior. Der dritte Ast, der von dem Stamme abgeht, nachdem derselbe um den hinteren Rand des M. rectus inferior herumgetreten ist, verläuft am Septum interorbitale entlang zum M. rectus internus, den er nahe an seinem Ursprung erreicht.

Der N. trochlearis geht etwas höher und weiter caudalwärts als der N. opticus in die Orbitalhöhle und verläuft längs des Septum interorbitale zum M. obliquus superior.

Der N. abducens tritt innerhalb der Grube, in welcher der M. retractor oculi entspringt, in die Augenhöhle und senkt sich sofort in die genannte Muskulatur ein.

#### Huhn.

Bei Vögeln (Huhn) sind in den Ursprüngen der geraden Augenmuskeln Zustände gegeben, welche an die bei Säugethieren be-

stehenden in so fern erinnern, als die Ursprünge um die Eintrittsstelle des N. opticus in die Orbita zusammengedrückt sind, während die beiden Mm. obliqui zusammen von der medialen Wand in der vorderen Partie der Orbita entspringen (Fig. 7). Bei *Lacerta* fehlt diese Beziehung zum Foramen opticum. Die speciellen Verhältnisse beim Huhne sind die folgenden:

M. rectus superior entspringt in einem kleinen Felde am hinteren unteren Umfange des Foramen opticum, und zieht dann, sich fächerförmig verbreiternd und den Ursprung des M. rectus externus von außen her bedeckend, gegen den Bulbus hin.

M. rectus externus entspringt von einer senkrechten Linie, unmittelbar caudalwärts von dem Foramen opticum. Zum Theil gewinnen die von dem oberen Theil der Linie kommenden Fasern auch Ansatz an dem Rande des Foramen opticum und an der Scheide des Nervus opticus. Der Muskel wird, dicht an seinem Ursprunge, von dem gerade caudal von der Ursprungslinie in die Orbita gelangenden N. supraorbitalis durchbohrt, welcher zwischen die Mm. obliqui gegen seine Austrittsstelle aus der Augenhöhle verläuft. Der N. supraorbitalis liegt innerhalb des durch die Fascia orbitalis abgegrenzten Orbitalraumes, während der N. infraorbitalis außerhalb dieses Raumes gelegen ist.

M. rectus inferior entspringt von dem ventralen Umfang des Foramen opticum, sowie theilweise von der Opticusscheide.

M. rectus internus entspringt von dem vorderen Umfang des Foramen opticum, sowie von einer etwa bis 2 mm über dem Foramen dorsalwärts aufsteigenden Linie. Es vereinigen sich zwei Ursprungsportionen zu dem hohen, aber dünnen Muskelbauch. Beziehungen zur Opticusscheide sind nicht vorhanden.

Die Mm. obliqui entspringen von einer wagrecht verlaufenden Linie, weit vorn an der medialen Orbitalwand. Zwischen beiden Muskeln verläuft der N. supraorbitalis.

Die Fascia orbitalis weist beim Huhn eine reichliche Entwicklung glatter Muskelfasern auf. Sie ist straff, geradezu sehnig, da, wo sie dem Knochen aufliegt, mit dem Perioste innig verbunden. An dem unteren Umfang der Orbita bildet sie den einzigen Abschluss derselben und zeigt da, wo sie mit dem Schädel in Verbindung tritt, die Entwicklung einer flachen, aber breiten Muskelmasse, welche in die Orbitalfascie wie in eine Aponeurose übergeht. An der oberen hinteren Partie der Orbitalfascie ist eine ähnliche Muskelmasse vorhanden. Es ist wohl denkbar, dass durch Kontraktion dieser



Muskulatur eine Erhöhung des Druckes im Orbitalraum, vielleicht sogar eine Protrusio bulbi zu Stande kommt.

### Innervation der Augenmuskeln beim Huhn.

Der N. oculomotorius tritt ventralwärts von dem Ursprung des M. rectus inferior in die Augenhöhle und theilt sich sofort in einen Ramus dorsalis und einen Ramus ventralis. Der Ramus dorsalis verläuft senkrecht zur ventralen, dem Bulbus zugewandten Fläche des M. rectus superior in kurzer Entfernung von seinem Ursprung. Der Ramus ventralis wendet sich sofort, an die ventrale Fläche des M. rectus inferior angeschlossen, nach vorn, giebt mehrere Zweige zu der dem Bulbus abgewandten Fläche des M. rectus inferior und theilt sich schließlich in zwei Äste, von denen der eine dorsal zum M. rectus internus verläuft, wo er sich an die dem Bulbus zugewandte Fläche des Muskels nahe an seinem Ursprung vertheilt. Der zweite Ast geht zur Mitte des medialen Randes des M. obliquus inferior, um sich besonders an die dorsale Fläche des Muskels zu verbreitern.

Der M. trochlearis kommt am oberen Ende der Ursprungslinie des M. rectus internus in die Augenhöhle, verläuft mit dem Ramus supra-orbitalis nach vorn, erreicht den M. obliquus superior annähernd in der Mitte seines medialen Randes und verbreitet sich hauptsächlich an die untere, dem Bulbus zugewandte Fläche des Muskels.

Der N. abducens kommt unmittelbar caudalwärts von der Eintrittsöffnung des N. oculomotorius in die Augenhöhle, verläuft dorsalwärts und verzweigt sich an die dem Bulbus zugewandte Fläche des M. rectus externus.

Die Ursprungsweise der Augenmuskeln bei Vögeln und Reptilien bezeichnet dadurch einen Fortschritt gegenüber den für Selachier, Teleostier etc. beschriebenen Zuständen, als die Ursprünge sich nunmehr um das Foramen opticum zu gruppieren beginnen, zum Theil bei Vögeln schon Beziehungen zur Opticusscheide erlangen. Auffallend ist die Ausdehnung der Muskelursprünge in die Länge. Erst in diesen beiden Klassen sehen wir die Mm. rectus externus und rectus internus an langen senkrecht verlaufenden Linien entspringen. Das gilt in geringerem Grade von den Mm. rectus inferior und superior. Das Foramen opticum ist nicht in das Innere des Muskeltrichters der Recti aufgenommen, d. h. vollständig von den Ursprüngen der Muskeln umscheidet; der N. opticus legt sich in den Winkel

zwischen dem M. rectus internus und dem M. rectus superior hinein. Dieses Verhalten finden wir, wie später auszuführen sein wird, auch bei Säugethieren. Der Ursprung des M. rectus internus ist bei Vögeln und Reptilien von ventral- und caudalwärts um das Foramen opticum herumgewandert, oder vielleicht richtiger gesagt, er hat sich vor dem Foramen opticum dorsalwärts ausgedehnt.

Die Ausdehnung der Ursprünge scheint in einem Verhältnis zu stehen zu der Größe des Bulbus, und zu der Ausdehnung der Orbita. Überall da, wo große, den Orbitalwandungen eng anliegende Bulbi vorhanden sind, ist auch die Ausdehnung der Muskelursprünge eine große — überall dort, wo der Bulbus klein, die Orbita tief ist, finden wir die Mm. recti in einem kleinen Felde entspringen. Man vergleiche z. B. die Vögel, Reptilien und Teleostier in dieser Hinsicht mit Acipenser oder mit Säugethieren.

### *Säugethiere.*

Bei Säugethieren sind die Ursprünge der geraden Augenmuskeln in die Tiefe der Orbita gerückt und liegen sämtlich in der nächsten Umgebung des Foramen opticum, indem sie theilweise auch auf die Opticusscheide übergreifen. Die Ausbildung eines Retractor bulbi complicirt diese Verhältnisse nicht unbeträchtlich.

Ich gebe eine Abbildung und eine Beschreibung von der Augenmuskulatur und ihrer Innervation bei der Katze (Fig. 8). Die untere, obere und laterale Wand der Orbita ist vollständig entfernt worden, die Trochlea ist abgetragen und der ganze Bulbus nach Ablösung der Insertionen der Mm. recti nach hinten in die mittlere Schädelgrube verlagert. Man übersieht die Ursprünge der Mm. recti und obliquus superior, sowie denjenigen des M. retractor bulbi. Auf einem zweiten Bilde (Fig. 9) ist der Bulbus und der Kegel der Augenmuskulatur nach Entfernung der dorsalen und der lateralen Wand der Augenhöhle dargestellt, sowie der Verlauf der zur Ansicht kommenden Nerven.

Die Mm. rectus superior, rectus inferior, rectus internus und rectus externus entspringen um die orbitale Ausmündung der Fissura orbitalis superior, und zwar mit sehnigen Fasern, von denen die zu den Mm. rectus superior, inferior und internus gehörigen unter einander zusammenhängen, während die Ursprungsfasern des M. rectus externus ihre Selbständigkeit bewahren und auch etwas weiter caudalwärts reichen, als die Ursprünge der übrigen Mm. recti. Der

Ursprung des *M. rectus superior* geht bis in die Schädelhöhle hinein; er entspringt medianwärts von dem durch das Foramen rotundum durchtretenden zweiten Ast des Trigeminus. Der Ursprung des *M. obliquus superior* hängt innig mit dem Ursprung des *M. rectus internus*, sowie mit der recht derben Orbitalfascie zusammen. Der *N. opticus*, oder genauer gesagt, die Scheide des *N. opticus*, legt sich von oben her der Ursprungsportion des *M. rectus internus* und des *M. obliquus superior* auf, und zeigt Verwachsungen mit denselben. Auch einzelne Ursprungsfasern der *Mm. rectus internus* und *obliquus superior* gehen von der Opticusscheide aus, im Großen und Ganzen sind jedoch die Ursprünge der Augenmuskeln von der Opticusscheide unabhängig, wie das in ausgesprochener Weise bei niederen Thieren der Fall ist. Der *N. opticus* tritt zwischen dem Ursprung des *M. rectus internus* und dem Ursprung des *M. rectus superior* in den Augenmuskelkegel ein.

Der *M. retractor bulbi* entspringt noch weiter caudalwärts als der *M. rectus externus*, und zwar innerhalb der knöchernen Schädelhöhle (aber außerhalb des Periosts) bis zu einem Punkte, welcher der Mitte zwischen *Processus clinoides medii* und *postici* entspricht (also ungefähr der Mitte der *Sella turcica*). Der einheitliche Muskelbauch theilt sich etwa 2 mm von seinem Ursprung entfernt in vier Zipfel, welche divergirend an den *Bulbus* verlaufen, und zwar zwei oberhalb und zwei unterhalb des *N. opticus*. Ihre Insertion an den *Bulbus* erfolgt näher gegen den *N. opticus* hin, als diejenige der *Mm. recti*, und zwar entsprechend den Intervallen zwischen dem Ansatz der *recti*. Der gemeinsame Bauch des *M. retractor bulbi* legt sich zwischen *M. rectus superior* und *M. rectus externus* in die Augenmuskelpyramide hinein.

Von dem *M. obliquus superior* ist oben gesagt worden, dass er mit dem Ursprung des *M. rectus internus*, sowie mit dem Periost der Orbita verwachsen ist. Die *Trochlea* findet sich ganz am Rande der Orbita, hier inserirt eine etwa 6 mm lange Sehne, an deren Ende ein die Rolle für den *M. obliquus superior* bildender Knorpel befestigt ist. Dieser stellt einen 5 mm langen Kanal dar, in welchen sich die Sehne des *M. obliquus inferior* einlagert. Die Umschlagsstelle der letzteren liegt also nicht am vorderen Orbitalrande, sondern 6—7 mm caudal von demselben, wenn auch die Befestigung des erwähnten Knorpels dicht am vorderen Orbitalrande stattfindet. Von einer Durchlöcherung der Sehne, wie sie H. MÜLLER (58) für die Hauskatze, RUDOLPHI für den Tiger angab, konnte ich weder beim

M. obliquus superior, noch beim M. obliquus inferior etwas sehen. — Der M. obliquus inferior entspringt etwa 4 mm vom vorderen Orbitalrande entfernt, mit einer schmalen Sehne, auf welche bald eine fächerförmige Verbreiterung des Muskels folgt.

Die Innervation der Augenmuskeln ist auf Fig. 9 theilweise zu übersehen. Der N. oculomotorius dringt, bald nach seinem Eintritt in die Orbita, zwischen dem lateralen Rande des M. rectus superior und dem lateralen Zipfel des M. retractor bulbi ein. Hier geht sofort der Ramus dorsalis des Nerven ab, welcher an die ventrale dem Bulbus zugewandte Fläche des M. rectus superior verläuft und einen Ast durch den M. rectus superior zum M. levator palpebrae superioris abgiebt. Der Ramus ventralis geht am lateralen Umfang des N. opticus zwischen dem N. opticus und dem medialen unteren Zipfel des M. retractor bulbi vorbei zum medialen Rande des M. rectus inferior. Hier giebt er die Radix brevis des Ganglion ciliare ab, sowie verschiedene an die mediale Kante und an die obere Fläche des M. rectus superior verlaufende kleinere Äste. Der Ramus ventralis kreuzt dann, schräg lateralwärts verlaufend, die obere, dem Bulbus zugewandte Fläche des M. rectus inferior, um in die untere, dem Bulbus abgewandte Fläche des M. obliquus inferior, ungefähr in der Mitte des Muskels, zu gelangen.

Der N. abducens verläuft, von dem Ganglion Gasseri bedeckt, zwischen letzterem und dem Ursprung des M. retractor bulbi durch die Fissura orbitalis superior in die Augenhöhle. Er giebt zunächst einen Zweig ab, welcher in die gemeinsame Ursprungsmasse des M. retractor eintritt und sich an die vier Zipfel des Muskels theilt. Der Hauptast des Nerven geht zwischen dem oberen, lateralen Bauche des M. retractor und dem M. rectus externus an die mediale, dem Bulbus zugewandte Fläche des letztgenannten Muskels, ungefähr an der Grenze zwischen mittlerem und hinterem Drittel. Ein kleiner Ast geht an die laterale, dem Bulbus abgewandte Fläche des Muskels. An einem Präparate sah ich eine Inselbildung im Muskel derart, dass ein Theil desselben unter einigen Fasern des lateralen oberen Zipfels vom M. retractor bulbi durchtrat.

Der N. trochlearis verläuft über, d. h. dorsal von dem Ganglion Gasseri, kreuzt dann den N. supraorbitalis, um zum M. obliquus superior zu gelangen, in den er am oberen Rande, ungefähr an der Grenze zwischen hinterem und mittlerem Drittel, eindringt.

Wenn wir die Zustände bei der Katze mit denjenigen vergleichen, die bei den Sauropsiden bestehen, so sehen wir zunächst, dass das



Verhältnis zwischen Ursprung der geraden Augenmuskeln und Eintritt des N. opticus das gleiche ist. Die erwähnten Muskeln entspringen an dem caudalen und an dem vorderen Umfang der Öffnung des Foramen opticum in die Augenhöhle; eine vollständige Umscheidung dieser Öffnung fehlt bei der Katze, genau wie beim Huhn und bei der Eidechse. Die Muskelursprünge sind bei der Katze an die Öffnung des Foramen opticum näher zusammengerückt und entsprechend der größeren Tiefe der Orbita und der geringeren Größe des Bulbus nicht so ausgedehnt wie bei Sauropsiden, allein das sind nicht Unterschiede principieller Art. Was die Innervation anbelangt, so ist hervorzuheben, dass der Zweig des Ramus ventralis oculomotorii, der zum M. obliquus inferior geht, nicht wie bei allen bisher untersuchten Wirbelthieren ventral von dem M. rectus inferior verläuft, sondern denselben an seiner dorsalen, dem Bulbus zugewandten Seite kreuzt. Ferner geht bei der Katze der Ast des Ramus ventralis zum M. rectus internus, der ventral um den N. opticus verläuft, früher vom Stamme ab als die Äste zum M. rectus inferior; ein Verhalten, das wir beim Hecht angetroffen haben, welches aber mit dem Zustande bei den Sauropsiden nicht übereinstimmt, wo der Ast zum M. rectus internus erst nach dem Abgang der Äste zum M. rectus inferior den Stamm verlässt.

Was den M. retractor bulbi anbelangt, so ist derselbe ohne Zweifel mit dem Retractor bulbi der Reptilien homolog. Darauf deutet sein Ursprung und vor Allem auch die Innervation durch den N. abducens. Die Abducensmuskulatur entspringt überhaupt am weitesten nach hinten in der Orbita, oder über die Orbita hinaus. Ich denke mir die phylogenetische Entstehung eines M. retractor bulbi in der Weise, dass bei einer Verlagerung des Rectus externus-Ursprunges in caudaler Richtung der caudale Theil des Muskels allmählich eine gewisse Selbständigkeit gewinnt und sich von einem weiter vorn entspringenden Muskelbauch trennt, welcher den M. rectus externus darstellt. Der hintere Muskelbauch übernimmt dann allein die Funktion eines Retractor und differenzirt sich weiter dadurch, dass er sich, in mehrere Zipfel getheilt, an den Bulbus ansetzt. Die Art und Weise dieses Ansatzes ist verschieden; bei der Katze, beim Hunde und bei den Wiederkäuern finden sich vier Ansätze, bei Cecateen sind die vier Portionen (M. WEBER, 86) durch Muskelbündel zu einem mehr oder weniger einheitlichen Kegelmantel vereinigt.

Bei einem *Macacus* fand ich als Rest des M. retractor bulbi ein feines, kaum 1 mm breites Muskelbündelchen, welches beiderseits

vorhanden war. Dasselbe entsprang gemeinsam mit dem *M. rectus externus* und verlief, vom *Rectus externus* medialwärts abweichend, zum *Bulbus*, wo es etwa 2 mm lateralwärts von der Eintrittsstelle des *N. opticus* durch die Sklera an den *Bulbus* inserirte, indem es sich fächerförmig ausbreitete. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass wir es hier mit einem Rudimente des *M. retractor oculi* zu thun haben, und zwar wahrscheinlich mit dem oberen lateralen Bauche des ursprünglich in mehreren Ansätzen zum *Bulbus* verlaufenden Muskelkomplexes. Vielleicht ist der obere laterale Zipfel desshalb erhalten geblieben, weil er die abducirende Wirkung des *M. rectus externus* bis zum gewissen Grade unterstützt. Es hebt auch NUSSBAUM (93) hervor, dass der *M. retractor bulbi*, sich stets als ein innerer Theil des *M. rectus externus* erwiesen hat, und gleich diesem vom *N. abducens* innervirt wird. NUSSBAUM hat beim Menschen eine Anomalie beschrieben, die darin bestand, dass ein Muskel, »sehnig mit dem *M. rectus externus* entsprungen, in dem äußeren Kegel der *Mm. recti* sich nach vorn zu in vier Köpfe spaltete, von denen je einer sich mit den Muskelbäuchen des *M. rectus superior, lateralis* und *inferior* vereinigte«. Die Homologie mit dem *M. retractor bulbi* liegt auf der Hand.

Beim Hunde finden sich ähnliche Zustände wie bei der Katze. Auch hier entspringt der *M. retractor oculi* am weitesten caudalwärts, doch reicht der Ursprung nicht, wie bei der Katze, bis zur Mitte zwischen *Processus clinoidi antici* und *medii*, sondern geht kaum über die *Processus clinoidi medii* hinaus. Auch beim Hunde entspringen die übrigen *Mm. recti*, sowie der *M. obliquus superior* von dem ventralen und vorderen Umfang des *Foramen opticum* und zum kleinen Theile von der *Opticusscheide*, dagegen nicht von dem dorsalen Umfang des *Foramen opticum*. Die Innervation ist dieselbe wie bei der Katze.

### *Petromyzon.*

Höchst eigenthümlich sind die Zustände bei *Petromyzon marinus*, die von P. FÜRBRINGER zuerst beschrieben wurden (75). Ich habe an einem großen Exemplare von *Petromyzon marinus* die Angaben FÜRBRINGER's nachgeprüft und kann ihre Richtigkeit bestätigen. FÜRBRINGER findet Folgendes:

Der *M. rectus superior* entspringt von der Seitenfläche des Schädels, etwas hinter und unter dem *Foramen opticum*.

Der *M. rectus posterior* (*Rectus externus*) entspringt unter dem

vorigen, der den oberen Rand des *M. rectus posterior* deckt. Ich finde an dem von mir untersuchten Exemplar, dass der Ursprung des *M. rectus posterior* in rostraler Richtung etwas über das vordere Ende der wagrecht gestellten Ursprungslinie des *M. rectus superior* hinübergreift.

Der *M. rectus inferior* entspringt dicht unter dem *M. rectus posterior*, verläuft über dem *M. obliquus posterior* (= *M. obliquus superior*) lateralwärts, zugleich etwas nach hinten und unten, um sich am hinteren und unteren Abschnitt der äußeren Bulbuscircumferenz zu inseriren.

Der *M. rectus anterior* (*M. rectus internus*) entspringt in beträchtlicher Entfernung von den eben genannten Muskeln unter und vor dem Foramen opticum. Seine Fasern verlaufen bei *Petromyzon marinus* unter dem *M. obliquus anterior*, diesen kreuzend, nach vorn, um sich am vorderen Umfang des äußeren Bulbusrandes festzusetzen. (Ich bemerke noch, dass die Entfernung zwischen dem Foramen opticum und der Ursprungsstelle des *M. rectus anterior* bei dem von mir untersuchten Exemplar etwa 6 mm betrug.)

*M. obliquus anterior* (= *M. obliquus inferior*) entspringt oben und vorn vom *M. rectus anterior*. Bei *Petromyzon marinus* verlaufen die Fasern, den *M. rectus anterior* kreuzend, nach hinten und unten, zum unteren Abschnitt der vorderen Bulbuscircumferenz.

*M. obliquus posterior* (= *M. obliquus superior*) entspringt von der vorderen Fläche der hinteren, von einer sehnigen Membran hergestellten Orbitalwand.

#### Innervation der Augenmuskulatur bei *Petromyzon*.

Der *N. oculomotorius* geht hinter dem *N. opticus*, wie ich finde, und über dem Ursprung des *M. rectus superior* durch die Schädelwandung hindurch (FÜRBRINGER giebt an, der *N. oculomotorius* gehe mit dem *N. opticus* durch die Schädelwandung hindurch). Der kurze Stamm theilt sich in einen schwächeren hinteren und einen stärkeren vorderen Ast. Der hintere Ast geht direkt nach außen, um sich im *M. rectus superior* zu verzweigen, an dessen medianer Fläche, nahe am Ursprung, eintretend.

Der vordere, stärkere Ast verläuft unter dem *N. opticus* gegen die äußere Fläche des *M. obliquus anterior* (*inferior*), in der er in mehrere Äste gespalten eintritt. Ein Theil dieser Äste geht durch den *M. obliquus anterior* hindurch, um sich im *M. rectus internus* zu verzweigen. Ich kann diese letzte Angabe FÜRBRINGER's nicht

bestätigen, indem ich finde, dass der vordere Ast des N. oculomotorius sich in Äste theilt, die getrennt zum M. obliquus anterior und zum M. rectus internus verlaufen. Die Äste zum M. rectus internus durchsetzen nicht den M. obliquus anterior.

Der N. trochlearis kommt durch eine gemeinsame Öffnung mit dem Trigeminus und Abducens in die Augenhöhle und geht nach unten und lateral zum M. obliquus posterior.

Der N. abducens geht mit dem Trigeminus und Trochlearis in die Augenhöhle und theilt sich in einen längeren unteren und kürzeren oberen Ast. Der untere Ast läuft, von dem M. rectus posterior (externus) bedeckt, nach unten und außen, gegen die obere Fläche (bei meinem Exemplar zur hinteren Kante des Muskels, nahe am Ursprung) des M. rectus inferior, um sich in diesem Muskel zu verzweigen. Der Ramus superior tritt, nach außen verlaufend, in den M. rectus posterior (externus) an dessen hinterer Fläche ein.

Wir haben es also bei *Petromyzon* mit zwei recht auffälligen Befunden zu thun, erstens mit eigenartigen Ursprüngen des M. rectus internus und der Mm. obliqui, und zweitens mit einer Innervation des M. rectus inferior, die sich bei keiner anderen Klasse wiederfindet. Die Abducensmuskulatur hat scheinbar auf das Gebiet der Oculomotoriusmuskulatur übergegriffen. Der N. oculomotorius innervirt zunächst mit einem Ramus superior den M. rectus superior. Der Ramus inferior verläuft aber nicht, wie bei allen Wirbelthieren, mit Ausnahme der Säugethiere, in dem Winkel zwischen M. rectus superior und M. rectus externus ventralwärts, um den hinteren Rand des M. rectus inferior herum, sondern geht direkt von der Eintrittsstelle des Nerven in die Augenhöhle nach vorn hin, allerdings ventral von dem N. opticus, zum M. rectus internus und zum M. obliquus anterior, resp. superior. Der M. rectus inferior wird von dem N. abducens versorgt.

Ich muss gestehen, dass ich an die Prüfung der Befunde von FÜRBRINGER in Bezug auf die Innervation des M. rectus inferior mit der Erwartung herangetreten bin, eine Verbindung des N. oculomotorius mit dem N. abducens aufzufinden. Es ist mir nicht gelungen, eine solche innerhalb der Orbita nachzuweisen. FÜRBRINGER sagt (pag. 70) über die eigenartigen Innervationsverhältnisse bei *Petromyzon*: »Dieses Verhalten ist vielleicht dahin zu deuten, dass der M. rectus internus den vereinigten Rectus internus und Rectus inferior entspricht, und dass in gleichem Maße, wie diese beiden Muskeln sich später in zwei gesondert, der M. rectus inferior mit dem M. rectus externus



verschmolzen einen einzigen durch den N. abducens innervierten Muskel vorstellen. Ähnlichen Abweichungen vom allgemeinen Innervationsschema begegnen wir bei den Urodelen, speciell bei Salamandra und bei den Tritonen, wo der Oculomotorius neben dem M. obliquus inferior nur den Rectus internus und inferior versorgt, während der Nerv für den M. obliquus superior auch den M. rectus superior innerviert.\*

ALLIS (98, pag. 527) bespricht in ausführlicher Weise die Verhältnisse bei Gnathostomen, verglichen mit denjenigen bei Cyclostomen. Er ist der Ansicht, dass der M. rectus internus der Cyclostomen in Folge seiner Innervation eine Sonderstellung einnimmt, und nicht mit dem M. rectus internus der anderen Fische verglichen werden dürfe. Der ventrale Ast des N. oculomotorius liegt über dem Muskel, was bei keiner anderen Klasse vorkomme. Der Muskel müsse bei Petromyzon von der unteren und äußeren Fläche einer Muskelanlage entstehen, und zwar gemeinsam mit dem M. obliquus inferior. Bei den Gnathostomen entstünden die beiden Muskeln gleichfalls aus einer Anlage, doch sei hier anzunehmen, dass der »äußere« der beiden so entstehenden Muskeln zum M. obliquus inferior werde, nicht zum M. rectus inferior, wie bei Petromyzon. Bei Cyclostomen werde die Anlage, aus welcher die beiden Muskeln hervorgehen, durch den Ramus inferior des Oculomotorius durchbohrt, während der Nervenast bei den Gnathostomen dem hinteren Rande der Anlage entlang läuft, und durch den caudalwärts mit den übrigen Mm. recti Ansatz gewinnenden M. rectus internus verlagert werde. Auf diese Weise sei der typische Verlauf des Ramus inferior N. oculomotorii zu erklären. ALLIS leitet (pag. 528) die differenten Zustände bei Cyclostomen und Gnathostomen von einem indifferenten Zustande ab, bei welchem nur ein einziger durch den Ramus inferior N. oculomotorii innervierter Muskel vorhanden sei. Wahrscheinlich sei dieser Muskel ein obliquus gewesen, denn der M. obliquus inferior stelle beim erwachsenen Petromyzon noch den mächtigsten aller Augenmuskeln dar. Der N. oculomotorius innerviere also ursprünglich bloß drei Muskeln, mit einem oberen über dem N. opticus verlaufenden Aste, die Mm. rectus superior und rectus internus, mit einem unteren Aste, der vor dem M. rectus superior, aber ventral vom N. opticus nach abwärts verlaufe, den M. obliquus inferior. Die Mm. rectus inferior und externus würden vom N. abducens versorgt, wie bei Petromyzon.

Ich kann mich mit den Darlegungen von ALLIS nicht einver-

standen erklären. Ohne das Eigenartige der bei *Petromyzon* nachgewiesenen Zustände verkennen zu wollen, scheint es mir, dass sie doch nicht principiell verschieden seien von denjenigen der anderen Wirbelthiere. Das Eigenartigste ist ohne Zweifel die auch von mir bestätigte Innervation des *M. rectus inferior* durch den *N. abducens*. Es wird sich aber fragen, ob dieser, in der Reihe der Wirbelthiere ganz vereinzelter Fall nicht durch die Annahme zu erklären sei, dass sich schon intracraniell Fasern des *N. oculomotorius* an den *Abducens* anschließen. Ist doch bei Amphibien nachgewiesen worden, dass der *Trochlearis* als selbständiger Nerv innerhalb der Augenhöhle fehle, und durch Zweige des einen *Trigeminusastes* ersetzt werde. Die Beobachtung ist von P. FÜRBRINGER (75, pag. 70) angeführt worden; sie geht auf FISCHER zurück und wird auch von STANNIUS bestätigt.

### Ergebnisse.

Die vorliegende Untersuchung ergibt Anhaltspunkte zur Beurtheilung der Umwandlung und der Stellung der Augenmuskulatur, insbesondere der *Oculomotoriusmuskulatur*, in der Thierreihe. Ich bespreche einige der in der Einleitung erwähnten Fragen im Lichte der geschilderten Thatfachen.

1) Welche Zustände des Ursprungs und der Innervation der Augenmuskeln haben wir als die primitiveren zu bezeichnen? Wenn wir von den entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen ausgehen, so sehen wir aus der *Oculomotoriuskopfhöhle* zwei Muskelanlagen ihre Entstehung nehmen, eine dorsale und eine ventrale, denen auch die Theilung des *N. oculomotorius* in einen dorsalen und ventralen Ast entspricht. Diese Äste treten zunächst ontogenetisch an die dem *Bulbus* abgewandte Fläche der Muskeln heran, ein Verhältnis, dass wir unter den zur Untersuchung gelangten Formen bloß bei *Selachiern* gewahrt finden. Ich bin daher geneigt, in Bezug auf die Art der Innervation, die *Selachier* für die ursprünglichste Form zu halten und alle Veränderungen, die sich in der Vertheilung und der Lage der einzelnen Nervenäste finden, von diesem ursprünglichen Zustande abzuleiten. Und zwar haben wir als Grund für diese Änderungen die Verschiebungen anzusehen, welche im Ursprung der einzelnen Muskeln, sowie in dem Nerveneintritte Platz greifen.

Welche Zustände der Muskelursprünge als die primitiveren anzusehen sind, geht aus der Untersuchung nicht hervor. Ich habe oben die Annahme von ALLIS zurückgewiesen, nach welcher für den

Ursprung und den Verlauf des *M. rectus internus* von *Chimaera* und den *Petromyzonten* ein primitives Verhalten in Anspruch genommen wird; ich möchte denselben im Gegentheil als sekundär bezeichnen. Weitere entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen werden wohl eine Entscheidung darüber bringen, ob bei *Selachiern* die Bildung der *Oculomotoriusmuskulatur* bloß von der lateralen Partie der Kopfhöhle ausgeht, und nicht vielmehr auch von einem Theile des die beiden Kopfhöhlen unter einander in Verbindung setzenden Querkanales. Sollte das Letztere der Fall sein, so würde die Zusammenlagerung der Ursprünge der *Oculomotoriusmuskulatur* sich in einfacher Weise erklären. Das mechanische Problem der Bewegung des *Bulbus* ist eben am besten gelöst, wenn die Ursprünge der geraden Augenmuskeln dicht zusammengedrängt liegen, und dies ist mit Ausnahme von *Petromyzon* und von *Chimaera* bei allen untersuchten Formen der Fall. Bei niederen Wirbelthieren, mit diesen beiden Ausnahmen, entspringen die geraden Augenmuskeln in einem Felde, welches caudal und etwas ventral von der Eintrittsstelle des *N. opticus* gelegen ist. Dasselbe Verhalten lässt sich noch bei *Sauropsiden* und *Säugethieren* erkennen, obgleich sich hier das Ursprungsfeld von hinten und ventral nahe an die Eintrittsstelle des *N. opticus* herumlegt und theilweise auf die *Opticusscheide* übergreift. Die Lage der Augenmuskelpyramide entspricht bei niederen Formen ungefähr der Lage der *Oculomotoriuskopfhöhle*. Verschiedenheiten im Ursprung der Muskeln sind auf Verschiedenheiten in der Ausbildung des *Bulbus*, der *Orbita*, des Gehirns etc. zurückzuführen. Im Allgemeinen lässt sich sagen, dass bei denjenigen Formen, deren *Bulbus* die Augenhöhle fast vollständig ausfüllt, die geraden sowie die schiefen Augenmuskeln ausgedehntere, linienförmige Ursprünge aufweisen. Bei Thieren, deren Augenhöhle eine größere Tiefe besitzt, entspringen die Muskeln näher zusammen, z. Th. gemeinsam (*Carcharias*, *Acipenser sturio*, *Säugethiere*). Die Verschiebungen, welche die Eintrittsstelle des *N. opticus* sowie der Augenmuskelnerven erfahren, habe ich nicht im Einzelnen verfolgt, es wäre das ohne eingehende Berücksichtigung der vergleichenden Anatomie des Schädels und des Gehirns unmöglich. Unverkennbar ist aber die Thatsache, dass in der aufsteigenden Thierreihe eine Zusammendrängung der Ursprünge der geraden Augenmuskeln um die Eintrittsstelle des *N. opticus* stattfindet, wenngleich das relative Lageverhältnis im Wesentlichen das gleiche bleibt. Die Muskelursprünge legen sich von hinten her um die Eintrittsstelle des *N. opticus* herum.

2) Eine weitere Frage bezieht sich auf die Homologie der Augenmuskeln in der Thierreihe. Ist dieselbe aufrecht zu erhalten oder, wie es von ALLIS geschieht, in Abrede zu stellen? Hier handelt es sich zunächst um Lage und Innervation des *M. rectus internus*. In der einen Reihe der Fälle wird er von dem dorsalen, in der anderen Reihe der Fälle von dem ventralen Aste des *Oculomotorius* innervirt. Bei den Selachiern geht der dorsale Ast zu zwei Muskeln, dem *Rectus superior* und dem *Rectus internus*; der Ast zum *M. rectus internus* verläuft dorsal zum *N. opticus*; bei Ganoiden, Teleostiern, Sauropsiden und Säugethieren geht der dorsale Ast bloß zum *M. rectus superior*, während der *M. rectus internus* von einem Zweige des ventralen *Oculomotorius*astes innervirt wird, der ventral von dem *N. opticus* verläuft. ALLIS zieht aus diesen Thatsachen den Schluss, dass der *M. rectus internus* bei Selachiern aus dem dorsalen, bei Ganoiden, Teleostiern, Sauropsiden und Säugethieren aus dem ventralen Theile der ersten Kopfhöhle entstehe, dass folglich der *M. rectus internus* der Selachier nicht homolog, sondern bloß homodynam sei dem *M. rectus internus* der Ganoiden, Teleostier, Sauropsiden und Säugethiere. Es würde sich ferner fragen, ob man aus der Thatsache, dass bei *Petromyzon marinus* der *N. abducens* sowohl den *M. rectus externus* als auch den *M. rectus inferior* innervirt, schließen dürfe, dass der letztere dem *M. rectus inferior* der übrigen Thiere nicht homolog sein könne.

In Bezug auf den *M. rectus internus* hat ALLIS, wie ich glaube, den starken Verschiebungen der an die Orbitalwand sich ansetzenden Muskulatur, sowie der in die Orbita eintretenden Nerven nicht genügend Rechnung getragen. Ich bin zu der Ansicht gelangt, dass die beiden Zustände der Innervation, die wir für den *M. rectus internus* feststellen können, sich nicht unvermittelt gegenüberstehen, sondern dass der eine sich von dem anderen durch die Annahme von Muskelverschiebungen ableiten lässt. Vergleichen wir die Zustände bei *Carcharias* mit denen, die sich bei *Esox* und beim Huhne finden.

Bei *Carcharias* geht der Zweig zum *M. rectus internus* von dem Stamme des *N. oculomotorius* ab, bald nachdem derselbe in die Augenhöhle eintritt. Diese Eintrittsstelle liegt dorsal und etwas rostralwärts von der Eintrittsstelle des *N. opticus*. Die *Mm. recti* entspringen caudal von der Eintrittsstelle des *Opticus*. Bei *Esox* ist die Eintrittsstelle des *N. opticus* im Vergleich zu dem Ursprungsfelde der *Mm. recti* dorsalwärts gerückt, der *N. oculomotorius* geht



caudal und dorsal von dem Ursprungsfelde der Recti in die Augenhöhle (Fig. 4), giebt zunächst einen Ast ab, der an die innere, dem Bulbus zugewendete Fläche des *M. rectus superior* tritt; aus der Fortsetzung des Stammes geht ein Ast zum *M. rectus internus*, der dorsal von dem *M. rectus inferior* verläuft, und schließlich ein Ast, der um die ventrale dem Bulbus abgewandte Fläche des *M. rectus inferior* herum zum *M. obliquus inferior* geht. Wir können die bei *Esox* bestehenden Zustände von den für *Carcharias* geschilderten unschwer ableiten, wenn wir erstens die Austrittsstelle des *N. opticus* ventralwärts und die Austrittsstelle des *Oculomotorius* rostralwärts verlagern, und zwar über den Ursprung des *M. rectus superior* hinweg. Es würden sich dann genau die gleichen Verhältnisse wie bei *Carcharias* ergeben — der *N. oculomotorius* würde rostral von dem Ursprung der *Mm. recti* in die Augenhöhle eintreten, hier zwei Äste an den *M. rectus superior* und an den *M. rectus internus* abgeben und sodann um den hinteren Rand des *M. rectus inferior* zum *M. obliquus inferior* verlaufen. Beim Huhn kommt der *Oculomotorius* ventral von dem Ursprungsfelde der geraden Augenmuskeln in die Orbita, giebt einen Zweig ab, der zur inneren, dem Bulbus zugewandten Fläche des *M. rectus superior* verläuft, sodann als *Ramus ventralis* einen starken Ast, der unter dem *M. rectus inferior* verlaufend, Äste an diesen Muskel abgiebt und mit zwei Endzweigen im *M. rectus internus* und im *M. obliquus inferior* endigt. Der *M. rectus inferior* entspringt beim Huhn in einer langen Linie vor und über dem *Foramen opticum*. Denken wir uns nun eine Verschiebung der Muskulatur beim Hecht in der Weise, dass der *M. rectus inferior* seinen Ursprung über dem zum *M. rectus internus* gehenden Ast nähme, während die Austrittsstelle des *N. oculomotorius* ventralwärts verlagert würde, so erhalten wir genau die gleichen Verhältnisse der Innervation wie beim Huhn. Auf welche Weise diese Verschiebungen in der Thierreihe vor sich gegangen sind und welche Faktoren hier eingewirkt haben, ist zunächst nicht festzustellen, aber ich glaube, dass die differenten Zustände der Innervation im Bereich der aus der ersten Kopfhöhle hervorgegangenen Muskulatur so eine natürlichere Erklärung erhalten, als durch die Annahme, dass Muskeln der dorsalen Anlage durch Produkte der ventralen verdrängt werden. Ich halte also an der Homologie der vom *Oculomotorius* innervierten Muskeln fest.

Eine Bestätigung dieser Ansicht erblicke ich darin, dass nach den Angaben von GAUPP für *Rana* und von v. PLESSÉN und RABINOVICZ

für Urodelen (Larve von *Salamandra maculata*) ähnliche Verhältnisse bei diesen beiden Formen vorliegen, wie bei dem Hecht einerseits und dem Huhne andererseits. Bei *Rana* geht der Zweig zum *M. rectus internus* von dem ventralen Aste des *N. oculomotorius* ab, bevor derselbe um den hinteren Rand des *M. rectus inferior* herumgetreten ist; ein Zustand, der sich eben so leicht wie derjenige beim Hecht von dem primitiveren Verhalten der Selachier ableiten lässt. Allerdings widerspricht die Angabe von GAUPP derjenigen von SCHWALBE, nach welcher der Ast zum *M. rectus internus* vom *Ramus ventralis oculomotorii* erst jenseits der Äste zum *M. rectus inferior* abgehen soll. Bei der von v. PLESSSEN und RABINOVICZ untersuchten Larve von *Salamandra maculata* dagegen geht der Ast zum *M. rectus internus* später als die Äste zum *M. rectus inferior* vom *Ramus ventralis* des *Oculomotorius* ab. Es spricht doch wohl die Wahrscheinlichkeit dafür, dass bei so nahe verwandten Formen, wie den Anuren und den Urodelen, kein principieller Unterschied in dem Verhalten der Augenmuskeln vorhanden ist.

Durch die Entwicklung der Produkte der ersten Kopfhöhle und ganz besonders auch durch diejenige des *N. oculomotorius* (s. Einleitung) wird die Ansicht bestätigt, dass wir in demselben ein dorsales Mesodermsegment zu erblicken haben. Ich ziehe aus der Untersuchung der fertigen Zustände den Schluss, dass auch die Produkte der Kopfhöhle sich so verhalten wie diejenigen eines Myotoms. Ich erblicke in den vom dorsalen *Oculomotorius*aste bei Selachiern innervirten *M. rectus superior* und *M. rectus internus* Gebilde, die der dorsalen, in dem vom ventralen *Oculomotorius*aste innervirten *Mm. rectus inferior* und *obliquus inferior* Gebilde, die der ventralen Myotomkante entstammen. Diese Ansicht würde dann hinfällig werden, wenn nach der ALLIS'schen Annahme ein Muskel, der aus dem ventralen Umfang der Kopfhöhle entsteht, an die Stelle eines Muskels der dorsalen Anlage treten könnte. Es folgt daraus, dass ich den dorsalen und ventralen Ast des *Oculomotorius* mit der motorischen Portion des *Ramus dorsalis* und *ventralis* eines Spinalnerven vergleiche. Wenn wir mit APOLANT das Ganglion ciliare zum *Oculomotorius* rechnen und als sympathisches Ganglion betrachten, so würde sich naturgemäß die Anreihung desselben an den ventralen *Oculomotorius*ast erklären, wobei die *Radix brevis* des Ganglions als visceraler Ast aufzufassen wäre.

In Bezug auf Ursprung, Verlauf und Innervation des *M. obliquus superior* kann ich nichts anführen, das geeignet wäre, auf die phylo-

genetische Ableitung des Muskels ein Licht zu werfen. Hier sind wir lediglich auf die Befunde der Ontogenie angewiesen, aus denen die Ableitung des Muskels von dem dorsalen Theil der im Mandibularbogen eingeschlossenen splanchnischen Muskulatur hervorgeht.

Auch für die Erkenntnis der Herkunft und der Stellung der Abducensmuskulatur gewinnen wir aus der Untersuchung der fertigen Zustände keinen weiteren Aufschluss. Jedenfalls haben wir es auch hier mit Produkten eines Somiten zu thun, wie die Entwicklung der Muskulatur und ganz besonders auch des Nerven, als eine typische ventrale Wurzel, zeigt. Die Abducensmuskulatur ist im Allgemeinen mächtiger ausgebildet, als man es gewöhnlich annimmt. Durch Ausbildung eines Retractor bulbi wird eine Komplikation geschaffen, die bei den verschiedenen Klassen immer wieder auftritt. Die einfachsten Verhältnisse finden sich bei Teleostiern, bei denen der M. rectus externus durch Verlagerung seines Ursprungs in ventraler Richtung und durch die lateralwärts gehende Ablenkung, die er beim Eintritt in die Augenhöhle erfährt, eine größere Leistungsfähigkeit gewinnt. Sowohl der Abduktion als auch der Retraktion des Bulbus wird durch diese Einrichtung Vorschub geleistet. Beim Lachs reicht der Ursprung des M. rectus externus im Augenmuskelkanale bis zum ersten Wirbelkörper. Bei Reptilien und Säugethieren ergeben sich weitere Komplikationen dadurch, dass die durch den N. abducens innervirte Muskulatur sich theils als M. rectus externus, theils als M. retractor bulbi ausbildet. Die Muskulatur nimmt ihren Ursprung regelmäßig caudal von dem Felde, in welchem die übrigen Mm. recti entspringen. Bei starker Ausbildung des M. retractor bulbi der Säugethiere stellt derselbe geradezu einen kleineren Muskeltrichter dar, der in den großen Muskeltrichter der Mm. recti von lateralwärts eingeschoben erscheint. Ein Rest der Muskulatur bei *Macacus* wird durch ein dünnes Muskelbündel dargestellt, welches lateral am Bulbus, ziemlich nahe am Opticus inserirt und wohl das laterale obere Bündel des ursprünglich mächtig ausgebildeten Muskelkomplexes darstellt.

Basel, 20. März 1900.

---

### Citirte Litteratur.

95. ALLIS, The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in *Amia calva*. *Journal of Morphology*. Bd. XII. 1898.
96. APOLANT, H., Über das Ganglion ciliare. *Verh. der anat. Ges. in Berlin*. 1896. pag. 173—174.

96. APOLANT, H., Über die Beziehungen des N. oculomotorius zum Ganglion ciliare. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XLVII. 1896.
75. BRUCH, C., Über die vergleichende Anatomie des Rheinlachs. Mainz 1875.
99. CORNING, H. K., Über einige Entwicklungsvorgänge am Kopfe der Anuren. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXVII. 1899.
43. FISCHER, J. G., Amphibiorum nudorum neurologiae specimen primum. Berol. 1843. 40.
98. FROHSE, F., Über die Verzweigung des Nerven zu und in den menschlichen Muskeln. Mit 10 Abbildungen. Anatom. Anzeiger. Bd. XIV. 1898. pag. 321—343.
75. FÜRBRINGER, P., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie des Kopskelettes der Cyclostomen. Jenaische Zeitschrift. Bd. IX. 1875.
99. GAUPP, in: ECKER-WIEDERSHEIM's Anatomie des Frosches. 2. Aufl. 1899.
98. GEGENBAUR, C., Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere. Bd. I. 1898.
72. ——— Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Heft III. Das Kopskelet der Selachier. 1872.
99. HERRICK, C. L., The cranial and first spinal nerves of Menidia, a contribution upon the nerve components of the bony fishes. Journal of Neurology. Vol. IX. 1899.
81. MILNES-MARSHALL, A., On the head cavities and associated nerves in Elasmobranchs. Quart. Journ. micr. science. Vol. XXI. N. S. 1881.
81. ——— and SPENCER, W. B., Observations on the cranial nerves of Scyllium. Quart. Journ. micr. science. Vol. XXI. N. S. 1881. pag. 470. Angaben über den N. III.
93. NUSSBAUM, M., Vergleichend-anatomische Beiträge zur Kenntnis der Augenmuskeln. Anatom. Anzeiger. Bd. VIII. 1893. pag. 208—210.
96. ——— Über Muskelentwicklung. Verhandlungen der anatom. Gesellschaft in Berlin. 1896. pag. 64—67.
98. ——— Nerv und Muskel II. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. LII. 1898.
99. ——— Entwicklung der Augenmuskeln bei Wirbelthieren. S. auch Sitzungsberichte der niederrh. Gesellschaft für Natur- und Heilkunde zu Bonn. 1899.
98. ——— Nerv und Muskel. II. Mittheilung. Der Oberschenkel einiger anuren Batrachier. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. LII. 1898.
- RUDOLPHI, Grundriss der Physiologie. II. pag. 160.
83. SAGEMEHL, M., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. I. Das Cranium von Amia calva L. Morpholog. Jahrbuch. Bd. IX. 1883.
79. SCHWALBE, G., Über das Gesetz des Muskelnerveneintritts. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abtheilung. 1879. pag. 167—174.
79. ——— Das Ganglion oculomotorii. Jenaische Zeitschrift. Vol. XIII. 1879. Fig. 12.
99. SEWERTZOFF, Studien zur Entwicklung des Wirbelthierkopfes. I. Die Metamerie des Kopfes des elektrischen Rochen. Bull. des Natur. de Moscou. No. 2—3. 1898.
54. STANNIUS, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 2. Aufl. 1854.
96. TIESING, Augen, Kiemen und Kiefermuskulatur der Haie und Rochen. Jenaische Zeitschrift. Bd. XXX. 1896.



73. VROLIK, A. J., Studien über die Verknöcherung und die Knochen des Schädels der Teleostier. Mit 5 Tafeln. Niederl. Archiv für Zoologie. I. 1873.
82. VAN WIJHE, J. W., Über das Visceralskelet und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von *Ceratodus*. Niederl. Archiv für Zoologie. Bd. V. 1882. Angaben über Augenmuskeln und Nerven von *Acipenser*, *Polypterus* und *Lepidosteus*.
77. WEBER, M., Über die Nebenorgane des Auges der Reptilien. Archiv für Naturgeschichte. Bd. XLIII. 1877.
86. — Studien über die Säugethiere. pag. 114 und 115. (Verh. der Mm. recti bei Cetaceen.)

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel V und VI.

- Fig. 1. Linke Orbita von *Carcharias glaucus*. Mit Augenmuskeln, Augenmuskelnerven und Bulbus nach Abtragen des Daches der Augenhöhle. Natürl. Gr.
- Fig. 2. Rechte Orbita von *Carcharias glaucus*. Ursprung der Augenmuskeln. Augensiel, N. opticus und N. oculomotorius. Natürl. Gr.
- Fig. 3. *Chimaera*, rechte Orbita, nach Entfernung des Bulbus. N. opticus, N. oculomotorius, N. trochlearis und Ursprünge der Augenmuskeln. Vergrößerung  $1\frac{1}{2}$ .
- Fig. 4. *Esox lucius*, rechte Orbita, dergleichen. Vergr.  $1\frac{1}{2}$ .
- Fig. 5. Lachs, horizontaler Gefrierschnitt durch den Kopf.  $\frac{2}{3}$  der natürlichen Größe.
- Fig. 6. *Acipenser sturio*. Rechte Orbita, Opticus und Ursprünge der Augenmuskeln. Vergr.  $1\frac{1}{2}$ .
- Fig. 7. Huhn, rechte Orbita. N. opticus und Ursprünge der Augenmuskeln. Vergr.  $1\frac{1}{2}$ .
- Fig. 8. Katze. Ein Theil der medialen und die ganze dorsale und laterale Wand der Augenhöhle ist abgetragen, die Mm. recti und obliqui sind in der Mitte durchtrennt; der Bulbus mit dem Muskeltrichter des M. retractor bulbi ist nach hinten in die mittlere Schädelgrube dislocirt. Vergr.  $1\frac{1}{2}$ .
- Fig. 9. Katze. Augenmuskeln und Bulbus in situ, nach Entfernung der dorsalen und der lateralen Wand der Augenhöhle. Vergr.  $1\frac{1}{2}$ .

### Bezeichnung.

Die Bezeichnung der Muskeln (M. rect. sup., M. obliq. sup., M. retr. bulbi = M. retractor bulbi etc.) wird wohl ohne Weiteres verständlich sein.

Eben so die Bezeichnung der Nerven. N.II N. opticus, N.III N. oculomotorius etc.

x gemeinsamer sehniger Ursprung der Mm. recti bei *Carcharias* (Fig. 2).

ram.ventralis.n.III Ramus ventralis n. oculomotorii.

z Zweig des ventralen Oculomotoriusastes zum M. obliquus inferior.

# Über die Entstehung der Scheidewand zwischen Perikardial- und Peritonealhöhle und über die Bildung des Canalis pericardiaco-peritonealis bei Embryonen von *Acanthias vulgaris*.

Von

**F. Hochstetter**

in Innsbruck.

---

Mit Tafel VII und 12 Figuren im Text.

---

Über die Art und Weise wie sich bei den Embryonen der Sela-  
chier die Trennung der Perikardialhöhle von der übrigen Leibeshöhle  
vollzieht, finden sich in der Litteratur nur zwei Angaben vor. Beide  
rühren von BALFOUR her. Die eine findet sich in der bekannten  
Monographie dieses Autors (1) auf pag. 110, die andere in seinem  
Handbuche der vergleichenden Embryologie (2) auf pag. 562 und  
563. Ich will die letztere Angabe, weil sie die ausführlichere ist,  
hier wörtlich anführen. BALFOUR sagt: »Die Perikardialhöhle der  
Elasmobranchier bildet sich folgendermaßen als besonderer, vor der  
Leibeshöhle gelegener Raum aus. Wenn die beiden Ductus Cuvieri,  
welche vom Sinus venosus quer hinüber zu den Kardinalvenen führen,  
angelegt sind, so entsteht, um sie zu tragen, ein horizontales Septum,  
das sich von der somatischen zur splanchnischen Seite der Leibes-  
höhle hinüber ausdehnt und dieselbe an dieser Stelle zerlegt, in  
erstens einen dorsalen, aus einer rechten und einer linken Hälfte  
bestehenden Abschnitt, welcher die eigentliche Leibeshöhle darstellt,  
und zweitens einen ventralen Abschnitt, die Perikardialhöhle. Das  
Septum hat Anfangs nur eine sehr geringe Längenausdehnung, so  
dass die dorsalen und ventralen Theile der Leibeshöhle sowohl vor

als hinter demselben frei mit einander communiciren. Bald jedoch verlängert es sich, wobei es nicht mehr horizontal bleibt, sondern schief nach oben und vorn aufsteigt, bis es die Dorsalwand des Körpers trifft. So wird vorn jede Verbindung zwischen der Leibes- und Perikardialhöhle schon früh aufgehoben, hinten aber gehen sie unmittelbar in einander über.

Der vordere über der Perikardialhöhle liegende Abschnitt der Leibeshöhle verengert sich allmählich und ist schon lange vor dem Schluss des Embryonallebens völlig obliterirt, so dass der ausgewachsene Elasmobranchier keinen Abschnitt der Leibeshöhle mehr über der Perikardialhöhle zeigt. Das beide trennende Septum verlängert sich nach hinten, bis es an der Stelle mit der Bauchwand zusammentrifft, wo die Leber mit ihrem ventralen Mesenterium (Ligamentum falciforme) befestigt ist. Auf diese Weise schließt sich die Perikardialhöhle gänzlich von der Leibeshöhle ab, jedoch, wie es scheint, mit Ausnahme der engen Kommunikationen, die man beim Erwachsenen antrifft; doch ist die Entstehung der letzteren nicht näher untersucht worden.

Die Scheidewand zwischen Perikardial- und Leibeshöhle legt sich dorsal der Leber an. Anfangs beinahe horizontal, nimmt sie allmählich eine mehr vertikale Lage an und scheint dann in Folge des Obliterirens der ursprünglichen, vorderen Abtheilung der Leibeshöhle die vorderste Grenze derselben zu bilden.«

Aus der eben angeführten Darstellung BALFOUR's vermochte ich mir nun, und so wird es wohl auch manchem Anderen ergangen sein, niemals eine Vorstellung des Vorganges, der sich bei der Bildung des Septum pericardiaci peritoneale der Selachier abspielt, zu bilden, und so wurde in mir der Wunsch rege, die Untersuchungen anzustellen, über deren Resultate ich im Nachfolgenden berichten will.

Es unterlag wohl von vorn herein keinem Zweifel, dass die Verwachungsbrücken zwischen Splanchnopleura und Somatopleura, welche bestimmt sind, den sich entwickelnden Ductus Cuvieri den Weg zum Sinus venosus des Herzens zu bahnen, wie BALFOUR bereits angiebt, bei Selachiern eben so wie bei allen übrigen Wirbeltieren, die erste Anlage der Scheidewand zwischen Perikardialhöhle und Peritonealhöhle darstellen. Seit KÖLLIKER bezeichnet man diese die Ductus Cuvieri leitenden Verwachungsbrücken als Mesocardia lateralia, eine Bezeichnung, die auch ich im Folgenden verwenden will.

Die Bildung der Mesocardia lateralia erfolgt bei Acanthias in

ganz ähnlicher Weise wie bei den Embryonen anderer Wirbelthiere. Der jüngste mir zur Verfügung stehende Embryo von *Acanthias*, der die Anlage der Mesocardia lateralia zeigt, ist ein Embryo von 7 mm größter Länge. Bei demselben sehe ich in der Höhe des caudalen Endes des Herzschlauches den Splanchnopleuraüberzug des Ösophagus, sowie den über der Dorsalwand des späteren Sinus venosus und des cranialen Endes der beiden Dotterdarmvenen mit der Somatopleura innig verklebt und vermag an verschiedenen Stellen deutliche Protoplasmabrücken zwischen den Zellen der Splanchno- und Somatopleura zu erkennen. Nur an einem Schnitte aber lässt sich nachweisen, dass rechterseits bei diesem Embryo eine wirkliche Verwachsung der beiden Seitenplatten besteht, in welche sich eine kleine Ausbuchtung des Sinus venosus hineinstreckt, die jedoch noch in keiner Verbindung mit den schon deutlich erkennbaren Kardinalvenen zu stehen scheint. Bei Embryonen von 7,9 mm und 8 mm größter Länge ist in der Regel (vgl. Fig. 1 Taf. VII) diese Verwachsung bereits beiderseits deutlich nachweisbar, wenn auch die Verbindung zwischen den beiden Kardinalvenen und dem Sinus venosus durch die Ductus Cuvieri meist noch nicht besteht. Im Bereiche der Verklebungsstelle der beiden Seitenplatten, die bei dem 7 mm langen Embryo in craniocaudaler Richtung 130 Mikren misst, erscheint das Entodermrohr des Ösophagus dreikantig mit einer dorsal und zwei seitlich gerichteten Kanten, während es cranial von dieser Stelle eine annähernd cylindrische Form aufweist.

Während nun ventral von der Verklebungsstelle die Perikardialhöhle mit der übrigen Leibeshöhle in weiter Verbindung steht, wird dorsal von ihr diese Verbindung durch zwei zu beiden Seiten des Ösophagusgekröses gelegene, recht enge spaltförmige Gänge vermittelt (vgl. Fig. 1 *D.pc.p*), die ich in der Folge als Ductus pericardio-peritoneales bezeichnen werde.

Bei 8,8 mm langen Embryonen sind die Ductus Cuvieri beiderseits entwickelt, doch scheinen diese Venen zu dieser Zeit nicht immer einfach zu sein, wenigstens sehe ich bei einem Embryo dieses Entwicklungsstadiums linkerseits zwei die Kardinalvenen mit dem Sinus venosus verbindende Venenkanäle. Bei älteren Embryonen finde ich jedoch die Ductus Cuvieri stets in Form einfacher Kanäle. Sind die Mesocardia lateralia einmal gebildet und von den Ductus Cuvieri durchzogen, dann erweitern sich die beiden Ductus pericardio-peritoneales (vgl. Textfig. 1) nicht unbeträchtlich, wobei, wie es scheint, ein Theil der die Bildung der Mesocardia lateralia ein-



leitenden Verklebung der Seitenplatten, so weit sie nicht zur Verwachsung führt, sich wieder löst.

Aber die beiden Mesocardia lateralia sind es nicht allein, die die erste Anlage des Septum pericardio-peritoneale bilden. Es ist nämlich gleichzeitig noch ein drittes Gebilde da, welches mit die erste Anlage dieser Scheidewand bildet, und wie im Folgenden gezeigt werden soll, sich in hervorragender Weise an der Bildung des Septum pericardio-peritoneale betheiligt. Dieses Gebilde ist das kurze ventrale Lebergekröse oder das Mesohepaticum anterius, wie ich es weiterhin nennen will. Das Mesohepaticum anterius ist ein Derivat des ventralen Darmgekröses, welches ursprünglich die caudale Fortsetzung des Mesocardium anterius bis zur vorderen Darmpforte bildet. Wie bekannt bildet sich zuerst das Mesocardium anterius, dann aber auch das Mesocardium posterius und zwar vollständig zurück. Bei Embryonen von 5 mm größter Länge findet sich zwar noch das ganze Mesocardium posterius, vom Mesocardium anterius aber nur noch der caudale Abschnitt erhalten. Bei 7 und 8 mm langen Embryonen ist weder vom Mesocardium anterius noch auch vom Mesocardium posterius irgend etwas mehr nachzuweisen. Dafür verbindet eine Mesodermduplikatur den Splanchnopleuraüberzug der Lebergegend (die Leberanlage erscheint in der von neueren Autoren beschriebenen Form) mit der Somatopleura der rechten Leibeswand, die hier nach links hin eine ziemlich breite Falte vorschiebt, wodurch in dieser Gegend die rechte Hälfte der Leibeshöhle medianwärts abgeschlossen erscheint, während die linke frei mit der außerembryonalen Leibeshöhle kommuniziert. In diesem Entwicklungszustand ist das Mesohepaticum anterius in craniocaudaler Richtung sehr kurz, erfährt aber auch in der Folge in dieser Richtung keine wesentliche Verlängerung. Hat sich der Embryo vom Dottersacke so weit abgeschnürt, dass man vom Beginne einer Nabelstrangbildung sprechen kann (Embryonen von 12 mm Länge), dann zeigt sich das Mesohepaticum anterius als eine in craniocaudaler Richtung 100 Mikren hohe Mesodermbrücke zwischen Leberanlage und ventraler Leibeswand, die bis an den cranialen Umgrenzungsrand der Nabelöffnung der Leibeshöhle heranreicht.

Dass dieses Mesohepaticum anterius mit den dorsal an dasselbe angrenzenden Partien des cranial gerichteten Oberflächenabschnittes der Leberanlage, in der Medianebene des Körpers von der ventralen Leibeswand aus bis an den Sinus venosus heran, eine caudale Abgrenzung der Perikardialhöhle herstellt, zeigt auf das klarste der

mediane Sagittalschnitt durch einen Embryo von 13 mm Länge (Fig. 2 Taf. VII). An diesem Schnitte erscheint die Perikardialhöhle in caudaler Richtung vollkommen abgeschlossen. Auffallend zeigt sich an demselben Schnitte auch die Vorlagerung des Gallenblasendivertikels des Leberganges (*G.Bl*) gegen das Mesohepaticum anterius.

Nebenbei will ich hier bemerken, dass mir an dem Splanchnopleuraüberzug der rechten Hälfte des Sinus venosus, der rechten Dotterdarmvene und der rechten ventralen Fläche der Leber, bei Embryonen von 8 mm Länge angefangen (vgl. auch Textfig. 4 und 5 Z), eine eigenthümliche zottenartige Wucherung der Splanchnopleura aufgefallen ist, die sich linkerseits an der gleichen Stelle nicht findet. Dieselbe ist bei 24 mm langen Embryonen spurlos verschwunden, nachdem sie schon bei 22 mm langen beträchtlich zurückgebildet erschien. Auch an einigen Querschnittserien durch *Pristiurus*-Embryonen konnte ich das Vorkommen dieser eigenthümlichen Bildung an der gleichen Stelle wie bei *Acanthias*-Embryonen feststellen. Dagegen beschreibt zwar CHORONSHITZKY (3) solche Zottenbildungen auch für *Torpedo ocellata*, doch sollen sie hier, wie dies auch die Abbildungen dieses Autors zeigen, ziemlich in der Mitte ventral von der Leberanlage ihre Lage haben. Ich will hier gleich hervorheben, dass die erwähnten Zottenbildungen, bei *Acanthias* wenigstens, in keiner Beziehung zur Bildung des Septum pericardio-peritoneale stehen.

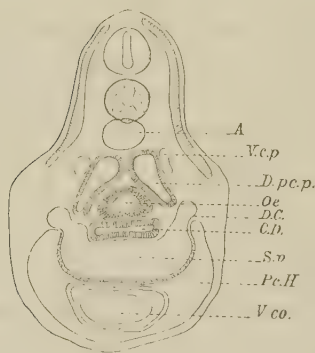
Außer dem Mesohepaticum anterius betheiligt sich also auch noch die craniale Fläche der Leber an der caudalen Abgrenzung der Perikardialhöhle. Dabei zeigt sich an diesem Oberflächenabschnitte der Leber schon bei Embryonen von 12 mm Länge unter dem Cölomepithel eine Ansammlung von Bindegewebszellen, die sich in Form eines platten Streifens vom Mesohepaticum anterius bis zur Wand des Sinus venosus hinzieht. Diese Bindegewebsplatte nimmt in der Folge an Masse nicht unbeträchtlich zu (vgl. Fig. 3, Taf. VII) und charakterisirt jenen Oberflächenabschnitt der Leber, welcher mit zur Bildung des Septum pericardio-peritoneale herangezogen wird.

So wie nun dorsal von den Mesocardia lateralia die Kommunikation zwischen Perikardial- und Peritonealhöhle durch die Ductus pericardio-peritoneales eine paarige ist, so ist sie auch eine paarige ventral von diesen Gebilden. Nur dass es sich hier nicht um Gänge, sondern um einfache, ziemlich geräumige spaltförmige Öffnungen handelt, die dorsal von den Mesocardia lateralia, lateral und ventral von der Leibeswand, medial aber vom Mesohepaticum anterius und der Leber begrenzt werden.

Es wird sich nun darum handeln zu zeigen, wie sich die genannten Kommunikationen zwischen den beiden Leibeshöhlenabschnitten allmählich schließen und wie sich gleichzeitig der Canalis pericardio-peritonealis entwickelt, der beim Erwachsenen als spaltförmige Ausbuchtung der Perikardialhöhle zwischen Sinus venosus

und ventraler Ösophaguswand beginnend, sich als unpaarer spaltförmiger Kanal unter der Serosa des Ösophagus fortsetzt, um in zwei meist ungleich lange und weite Schenkel gespalten, in die Peritonealhöhle zu münden. Dass es sich, was die Genese dieses Kanales anbelangt, nicht gut um eine primäre Bildung handeln könne, scheint schon aus seinen topographischen Beziehungen hervorzugehen, denn an der Stelle, an welcher beim ausgebildeten Thiere dieser Gang gefunden wird, befindet sich bei jungen Embryonen keinerlei Verbindung zwischen Perikardial- und Peritonealhöhle. Aber schon bei Embryonen von 8,5 mm Länge angefangen, beginnt sich eine Bildung bemerkbar zu machen, die in erster Linie dazu führt, dass sich die dorsale Wand des Sinus venosus von der ventralen Wand des Ösophagus, dessen Epithelrohr sie vorher innig anliegt (vgl. Fig. 1 Taf. VII), ablöst. Wenn man nämlich Querschnittserien durch Embryonen von 8,5 bis 12 mm Länge untersucht, so sieht man wie sich zwischen dorsale Wand des Sinus venosus und ventrale Wand des

Fig. 11.



Ösophagus ein spaltförmiges Divertikel der Perikardialhöhle allmählich caudalwärts vorschiebt. Dieses Divertikel ist von mehrschichtigem, besonders an seiner dorsalen Wand hohem Cölomepithel ausgekleidet und reicht seitlich auch noch bis in das Mesocardium laterale hinein, so dass dieses an seiner cranialwärts sehenden, dem Ösophagus und dem Sinus venosus nahe gelegenen Partie rinnenförmig eingebuchtet wird. Am Querschnitt (vgl. Textfig. 1) macht es dann den Eindruck, als würde

sich das Mesocardium laterale medianwärts in zwei Schenkel spalten, von denen der ventrale den Ductus Cuvieri beherbergt, während der dorsale an den Ösophagus heranzieht. Thatsächlich ist aber durch das Divertikel nur eine mit cranial gerichtetem Rande versehene Falte, die den Ösophagus mit dem Mesocardium laterale verbindet, von dem letzteren gewissermaßen abgespalten worden.

Dieses Divertikel, ich will es in der Folge Kanaldivertikel nennen, ist bereits von BALFOUR abgebildet (vgl. 1, Taf. 10 Fig. 8a, und 2, pag. 563 Fig. 352), aber nicht als solches erkannt worden.

<sup>1</sup> Die Buchstabenerklärung sämtlicher Figuren befindet sich auf pag. 168.

Dieser Autor bezeichnet es vielmehr irrthümlicherweise als Leberanlage. Neuerdings hat CHORONSHITZKY (3) dieses Divertikel von *Torpedo ocellata* ebenfalls abgebildet und auch richtig als Perikardialbucht beschrieben, ohne aber das Schicksal der ganzen Bildung weiter zu verfolgen.

Bei 12 mm langen Embryonen hat sich dieses kurze, breite, spaltförmige Divertikel caudalwärts bis nahe an die Stelle heran vorgeschoben, an der das dorsale Lebergekröse beginnt und so hat der Sinus venosus, der früher mit der ventralen Wand des Ösophagus in Verbindung stand, eine selbständige dorsale Wand erhalten (vgl. Fig. 2 Taf. VII). Bevor aber die weiteren Schicksale des Kanaldivertikels besprochen werden können, müssen jene Vorgänge und Bildungen geschildert werden, welche schließlich zum Verschlusse der ventralen Kommunikationsöffnungen der Perikardialhöhle und zur Ausbildung eines selbständigen Septum pericardio-peritoneale führen.

Zunächst kommt es zu einer partiellen Abschnürung des Sinus venosus von der Leber. Wie sich der Process der Abschnürung abspielt, ist am besten an Sagittalschnitten zu sehen. Während bei einem Embryo von 13 mm Länge (vgl. Fig. 2 auf Taf. VII) der Sinus venosus der Leber noch seiner ganzen Breite nach aufsitzt, zeigt sich der Abschnürungsvorgang bei einem Embryo von 22,2 mm Länge (vgl. Fig. 3 Taf. VII) ziemlich weit vorgeschritten, indem sich eine spaltförmige Ausbuchtung der Perikardialhöhle von der Ventralseite her zwischen Sinus venosus und Leber dorsalwärts vorgeschoben hat, so zwar, dass nunmehr der Sinus venosus mit der Leber durch eine kurze, in dorsoventraler Richtung aber noch ziemlich mächtige, frontal gestellte Bindegewebsplatte in Verbindung steht. Diese Platte, ich nenne sie frontales Sinusgekröse, die in der Folge noch wesentlich dünner wird (vgl. Fig. 6 Taf. VII), beherbergt seitlich die Mündungsstücke der Lebervenen und erscheint da entsprechend dem mächtigen Kaliber dieser Venen beträchtlich verdickt. Bei jüngeren Embryonen steht die Leber mit der seitlichen Leibeswand nur durch die Vermittelung der Mesocardia lateralia in Verbindung. Indem nun die die Abschnürung des Sinus venosus herbeiführende spaltförmige Ausbuchtung des Perikardialspaltes seitlich bis in das Gebiet der Mesocardia lateralia vordringt, erzeugt dieselbe, das Mesocardium von der ventralen Seite her gewissermaßen spaltend, eine niedrige Falte, die, ihren freien Rand ventralwärts kehrend, die Leber direkt an die seitliche Leibeswand befestigt, dorsal aber am Mesocardium laterale aufsitzt. Diese Falte geht nun



bei 22 mm langen Embryonen an der seitlichen Leibeswand in eine scharfkantige Leiste über, die im Bogen an der Leibeswand ventralwärts verlaufend, nahe der Mitte in das Mesohepaticum anterius übergeht. Diese Leiste ist besonders an Frontalschnitten gut zu verfolgen, und man sieht dabei (vgl. Fig. 4 Taf. VII), dass sie in den Zwischenraum zwischen Kammerabtheilung des Herzens und Leber vorragt und so die ventrale Kommunikationsöffnung der Perikardialhöhle einzuengen beginnt. Noch bildet aber ein sehr breiter Oberflächenabschnitt der Leber die caudale Abgrenzung der Perikardialhöhle. In der Folge wächst nun diese Leiste concentrisch vor und wird so zu einer sichelförmigen Falte, die ich Schlussfalte der Perikardialhöhle nenne. Dorsal gehen dann diese Falten von der Leber und dem Mesocardium laterale aus und bilden ventral mit dem Mesohepaticum anterius eine einheitliche, schief gestellte Platte, deren craniale Oberfläche ohne Grenze in die Oberfläche der Leber übergeht. Indem die Schlussfalte immer weiter concentrisch vorwächst, wird die geringe Kommunikation zwischen Perikardial- und Peritonealhöhle immer enger und schließt sich endlich vollständig, indem die Falte schließlich mit der Leber verwächst. Fig. 5 Taf. VII zeigt einen Frontalschnitt durch die Herzgegend eines 24 mm langen Embryos, an dem der letzte Rest der paarigen Kommunikationsöffnung noch zu sehen ist. Dieser Schnitt ist hauptsächlich deshalb von besonderem Interesse, weil man an ihm sehen kann, dass nur ein beschränkter Theil der cranialen Leberoberfläche bei der Bildung des Septum pericardiacoperitoneale Verwendung findet, dass aber dieser Theil durch eine ziemlich mächtige, subperikardiale Bindegewebsschicht ausgezeichnet ist.

Parallel mit der geschilderten Bildung der Schlussfalten und mit der Herstellung des Abschlusses der Perikardialhöhle in ihrem ventralen Abschnitte spielt sich aber noch ein anderer Process ab, der schließlich zur Bildung des selbständigen Septum pericardiacoperitoneale führt. Dieser Process besteht in einer partiellen Abschnürung der Leber von dem Septum pericardiacoperitoneale, an dessen Bildung ja, wie gezeigt wurde, die Leber in hervorragender Weise theilhaftig ist. Diese Abschnürung beginnt bereits zu einer Zeit, wo die ventralen Kommunikationsöffnungen der Perikardialhöhle noch ziemlich weit offen sind und betrifft zunächst den Theil des Septums, der von der Fortsetzung des Mesohepaticum anterius auf die craniale Leberfläche gebildet wird. Indem nämlich zwischen Mesohepaticum anterius und Leber ein Spalt der Peritonealhöhle vordringt, wird die

an der perikardialen Fläche der Leber befindliche Bindegewebsplatte von der Leber abgespalten und bildet später mit den aus dem Mesohepaticum anterius und den Schlussfalten entstandenen Theilen eine einheitliche Platte, das selbständige Septum pericardiacoperitoneale. Dadurch stellen sich Verhältnisse her, wie sie aus dem medianen Sagittaldurchschnitt durch einen Embryo von 33 mm, der in Fig. 6 Taf. VII abgebildet ist, deutlich ersehen werden können. Wie aus dieser Figur hervorgeht, ist die Abschnürung der Leber von dem Septum pericardiacoperitoneale eine unvollständige, indem dorsal die auf der cranialen Fläche der Leber gelegene Bindegewebsmasse mit der Leber in Verbindung bleibt und den Leberabschnitt des Septum pericardiacoperitoneale darstellt.

An der Fig. 6 Taf. VII sieht man nun in dem Winkel zwischen der freien peritonealen Oberfläche der Leber und dem freien Septum pericardiacoperitoneale (bei *O.a.Tu*) den Durchschnitt durch das Ostium abdominale des MÜLLER'schen Ganges, und es ist bekannt, dass auch beim ausgebildeten Thiere die in der Mitte mit einander verschmolzenen Mündungen der Eileiter zwischen diesem Septum und der Leber gefunden werden, während bei jüngeren Embryonen (vgl. Textfig. 4 und 5) die Mündungen der MÜLLER'schen Gänge an der dorsalen Leibeswand gelegen sind. RABL (10) hat für *Pristiurus* die Lageveränderungen, welche das Ostium abdominale des MÜLLER'schen Ganges während der Entwicklung erleidet, eingehend beschrieben, und im Wesentlichen stimmen die Lageveränderungen, welche dieses Gebilde bei *Acanthias* erleidet, mit den von RABL für *Pristiurus* gefundenen überein. Nur bezüglich eines Punktes scheinen hier die Verhältnisse anders zu liegen als bei *Acanthias*. Dieser Punkt betrifft die Art und Weise wie das Ostium abdominale von der dorsalen Wand der Leibeshöhle zur caudalen Fläche des Septum pericardiacoperitoneale hinüber wandert, resp. welche Gebilde es sind, die ihm diese Überwanderung ermöglichen. RABL sagt nämlich über einen Embryo von *Pristiurus* von 25,3 mm Länge (l. c. pag. 247), dass bei demselben diese Ostien bereits um den Ösophagus herumgerückt seien und sich an seiner ventralen Seite befänden. Bei dieser Wanderung sollen sie das Septum benutzen, welches von der ventralen Fläche des Ösophagus zur dorsalen Seite der Einmündungsstelle der beiden Lebervenen in den Sinus venosus zieht, in welches auch die Lebervenen eingeschlossen sind. Bei *Acanthias*-Embryonen nun erfolgt diese Überwanderung zu einer Zeit (Embryonen von 20—24 mm Länge), in welcher der Ösophagus in der

Gegend, um die es sich dabei handelt, in keiner wie immer gearteten Verbindung, weder mit der seitlichen Leibeswand, noch auch mit den seitlichen dorsalen Theilen des Septum pericardiacoperitoneale, welche ja die Lebervenen passiren, um in den Sinus venosus zu gelangen, steht. Es ist daher ganz ausgeschlossen, dass bei *Acanthias* eine solche Verbindung bei der Überwanderung des Ostium abdominale eine vermittelnde Rolle spielen kann.

Ursprünglich steht die Leber, und dies ist noch bei Embryonen von 18 mm Länge der Fall, mit der seitlichen Leibeswand nur durch Vermittelung der Mesocardia lateralia in Verbindung. Mit der weiteren Ausbildung der Leber gewinnen nun vor Allem auch ihre seitlichen Theile eine mächtigere Entfaltung und schieben sich zu beiden Seiten des Darmes, stumpfe Kanten bildend, dorsalwärts vor, so dass der Leberquerschnitt annähernd halbmondförmig erscheint. In Folge dessen bildet das ganze Organ dorsalwärts eine Rinne, in welcher Ösophagus und Magen Aufnahme finden. An Frontalschnittserien durch 20—22 mm lange Embryonen lässt sich nun schon nachweisen, dass die Leber, entsprechend diesem Anwachsen ihrer dorsalen Kanten, neue Anschlüsse an die seitliche Leibeswand gewinnt. Die Fig. 7 auf Taf. VII zeigt einen Frontalschnitt durch einen 22 mm langen Embryo, an dem sich die in Betracht kommenden Verhältnisse recht gut erläutern lassen. Der Schnitt trifft gerade jene Partie der Leibeshöhle, in welche der Ösophagus eingelagert ist, und zwar erkennt man den zur Perikardialhöhle gehörigen Abschnitt derselben daran, dass er sich caudalwärts trichterförmig verjüngt, um sich am Übergange in die Peritonealhöhle plötzlich zu erweitern. Diese trichterförmige Verengung der Leibeshöhle ist bedingt durch eine Verdickung der Leibeswand, in der auch der Ductus Cuvieri (*D.C*) verläuft und die an der Grenze zwischen Perikardial- und Peritonealhöhle eine bogenförmige dorsalwärts verlaufende Kante bildet, die die Kommunikationsöffnung zwischen den beiden Leibeshöhlenabschnitten einengt. Entlang dieser Kante nun, die ihren Beginn am Übergange des Ductus Cuvieri in das Mesocardium laterale hat, schiebt sich die Leberkante von dem letzteren mit ihrem Ansatz dorsalwärts vor. In Fig. 7 Taf. VII zeigt sich die linke Leberhälfte bereits in Verbindung mit dieser Kante, während rechterseits, da der Schnitt nicht ganz genau frontal geführt ist, die Stelle, bis zu welcher diese Verbindung reicht, nicht mehr getroffen ist. Entlang der gegen die Peritonealhöhle zu sehenden Fläche der geschilderten Verdickung, in unmittelbarer Nachbarschaft ihrer Kante, schiebt sich von der

dorsalen Leibeswand her, auf diese Fläche übergehend, gleichzeitig das Ostium abdominale des MÜLLER'schen Ganges ventralwärts vor und kommt so in den Partien, in denen der Ansatz der Leber bereits an der beschriebenen Kante erfolgt, zwischen diesen Ansatz und die Leibeswand zu liegen. Beides ist an unserer Fig. 7 zu sehen, rechts die Kante und lateral von ihr an der Peritonealhöhlenfläche der vorspringenden Verdickung der Leibeswand, der Durchschnitt durch eine aus hohem Epithel zusammengesetzte, gefaltete Platte, welche einen Ausläufer des Ostium abdominale des MÜLLER'schen Ganges darstellt und linkerseits der Durchschnitt durch dieselbe Platte zwischen Ansatz der Leber und seitlicher Leibeswand an der cranialen Begrenzung jener spaltförmigen Bucht, die hier die Peritonealhöhle bildet.

In der Folge schiebt sich dann die Anwachsung der Leberkanten dorsalwärts an der Kante der Leibeswand immer weiter vor, bis sie endlich die dorsale Leibeswand selbst erreicht, und zwar trifft sie dieselbe hier medial von jener Leiste, die der MÜLLER'sche Gang aufwirft. An dem Querschnitte der Textfig. 8 ist diese Verbindung der Leber mit der Leibeswand, die ich weiterhin als craniales Lebergekröse bezeichne, rechterseits ihrer ganzen Ausdehnung nach vom Septum pericardiacoperitoneale bis zur dorsalen Leibeswand getroffen (*cr. L. G.*), während man linkerseits sehen kann, wie sie eine (in cranio-caudaler Richtung allerdings sehr kurze) Verbindung zwischen Leber und dorsaler Leibeswand herstellt. An der cranialen Wand der zwischen Leber und Leibeswand befindlichen Peritonealbucht schiebt sich nun das Ostium abdominale immer weiter ventralwärts vor. Bei 20 mm langen Embryonen reicht der Ausläufer desselben bis an die Seite der Lebervenen, dort wo diese in den Sinus venosus münden, heran. Bei 24 mm langen Embryonen liegt das Ostium schon in dem Dache der Bucht zwischen Leber, cranialem Lebergekröse und seitlicher Leibeswand, und sein Ausläufer zieht als Epithelverdickung auf einer ziemlich deutlich vortretenden Falte an der caudalen Wand des Ductus Cuvieri, also am Mesocardium laterale, wenn man von einem solchen jetzt noch sprechen kann, vorbei, bis auf die caudale Fläche des noch unvollständigen Septum pericardiacoperitoneale. Die Beziehung dieser den Ausläufer des Ostium abdominale des MÜLLER'schen Ganges tragenden Falte zum Ductus Cuvieri erhellt aus Fig. 8 Taf. VII.

Noch später, bei Embryonen von 28 mm Länge, finde ich in der cranialen Wand der Bucht zwischen Leibeswand und Leber bereits



den MÜLLER'schen Gang, der sich in die ihm anliegende Partie der mächtig wachsenden Leber, eine Furche bildend, hineindrückt. An dem Querschnitt durch einen 32 mm langen Embryo, der in Textfigur 8 dargestellt ist, sieht man den MÜLLER'schen Gang rechterseits die Peritonealbucht zwischen cranialem Lebergekröse und Leibeswand passiren und an der Seite der Lebervene auf das Septum pericardiacoperitoneale übergehen (*Tu*), während er linkerseits (*Tu*) in seiner dem Leberabschnitte des Septum angehörigen Verlaufsstrecke getroffen ist. Jedenfalls geht aus der gegebenen Schilderung hervor, dass die Überwanderung des Ostium abdominale des MÜLLER'schen Ganges bei *Acanthias* mit einem vom Ösophagus ausgehenden Septum nichts zu thun hat. An Querschnittserien allein sind die dabei in Frage kommenden Vorgänge freilich nur sehr schwer zu erkennen.

Ich glaube nun allerdings nicht, dass sich bei *Pristiurus*-Embryonen die geschilderte Überwanderung in wesentlich anderer Weise vollzieht wie bei *Acanthias*, nur kann es sein, dass dort die Verhältnisse für das Erkennen des ganzen Vorganges nicht so günstig liegen wie bei *Acanthias*. Im Nachfolgenden werden nämlich auch für die Embryonen der letzteren Form Vorgänge geschildert werden, die erst nach erfolgter Überwanderung des Ostium abdominale in das in Frage kommende Gebiet übergreifen, die aber, wenn sie schon während der Überwanderung Platz greifen würden, leicht dazu führen könnten, bezüglich des Weges, auf dem die Überwanderung erfolgt, zu einer ähnlichen Meinung zu gelangen, wie sie RABL mit Rücksicht auf die Verhältnisse bei *Pristiurus* geäußert hat.

Was nun die Entwicklungsvorgänge anbelangt, die zum Verschlusse der Ductus pericardiacoperitoneales (vgl. pag. 143) und zur Ausbildung des Canalis pericardiacoperitonealis führen, so vollziehen sich dieselben zwar zeitlich neben einander, aber fürs Erste noch ganz unabhängig von einander. Es wird sich daher mit Rücksicht auf die Übersichtlichkeit der Darstellung empfehlen, zunächst zu schildern, wie sich der Canalis pericardiacoperitonealis anlegt und von den Obliterationsvorgängen, die zum Schwunde der dorsalen Abschnitte der Perikardialhöhle und zum Verschlusse der Ductus pericardiacoperitoneales führen, erst dann zu sprechen, wenn sie auf die Weiterbildung des Canalis pericardiacoperitonealis einen Einfluss zu nehmen beginnen.

Ich habe auf pag. 146 die Verhältnisse des Kanaldivertikels für einen Embryo von 12 mm Länge beschrieben. Die Tiefe dieses

Divertikels beträgt bei diesem Embryo 70 Mikren. Bei einem Embryo von 18 mm Länge ist das Divertikel schon etwas tiefer geworden, es beträgt seine Tiefe hier 100 Mikren. Dabei erscheinen die Lagebeziehungen seines Einganges zum Sinus venosus und Ösophagus noch ganz ähnlich wie bei dem Embryo von 12 mm. Dagegen hat sich das caudale Ende des Divertikels, wie dies aus Textfig. 2 hervorgeht, caudalwärts bis zwischen das Entodermrohr und den Splanchnopleuraüberzug des Ösophagus vorgeschoben, so dass dasselbe nun thatsächlich eigentlich in der Wand des Ösophagus gelegen ist. Die Textfig. 2 (*C.D.*) zeigt zugleich, dass die dorsale Wand des Divertikels beträchtlich verdickt erscheint und dass aus dieser Wand Mesodermzellen austreten, die sich zwischen Splanchnopleura und Entodermrohr des Ösophagus vorschieben, während an der Splanchnopleura

Fig. 2.

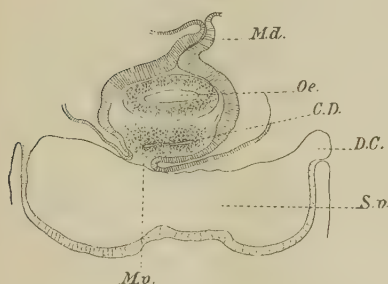
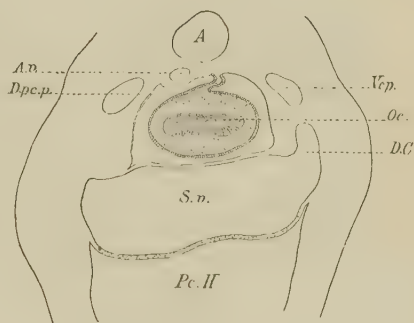


Fig. 3.



des Ösophagus selbst in der Höhe des vorliegenden Schnittes ein ähnlicher Process, der an anderen Stellen auch schon im Gange ist, noch nicht nachgewiesen werden kann.

Schon bei einem Embryo von 20 mm Länge ergeben sich nun beträchtliche Veränderungen im Gebiete unseres Divertikels. Ein Querschnitt, welcher den Theil des Sinus venosus trifft, im Bereiche dessen an den Embryonen von 12 und 18 mm Länge der Querschnitt des Divertikeleinganges getroffen wurde, zeigt jetzt (vgl. Textfig. 3) die ventrale Wand des Ösophagus vollständig frei und keine Spur jener früher bestandenen Verbindung zwischen Ösophagus und Mesocardia lateralia (vgl. Textfig. 2) mehr erhalten.

Und auch der in der Serie auf diesen Schnitt folgende 14. Schnitt<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Schnittdicke 10 Mikren.

der Textfig. 4 zeigt den Ösophagus vollständig frei in die Perikardialhöhle hineinragend, nur durch sein dorsales Gekröse mit der Leibeshöhle in Verbindung. Dagegen erkennt man an diesem Schnitte an der dorsalen Wand des Sinus venosus, der seitlich die dorsalen Leberkanten aufsitzen (bei \*), zwei ziemlich symmetrisch gelegene, gegen die ventrale Wand des Ösophagus zu vorragende Falten, die selbst von höherem Cölomepithel überzogen, durch eine wellige, der Sinuswand anliegende Platte ähnlichen Epithels mit einander in Verbindung stehen. Diese Falten, welche sich auf vier Schnitten nachweisen lassen, verstreichen cranialwärts, caudalwärts aber verbinden sie sich, wie schon der nächste in der Serie folgende Schnitt lehrt, dort mit der Wand des Ösophagus, wo sie ihr in unserer Figur

Fig. 4.

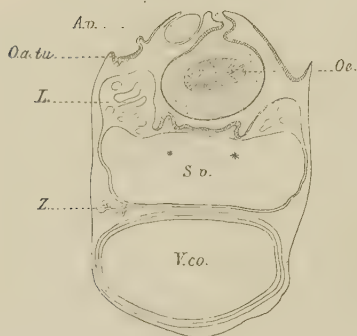
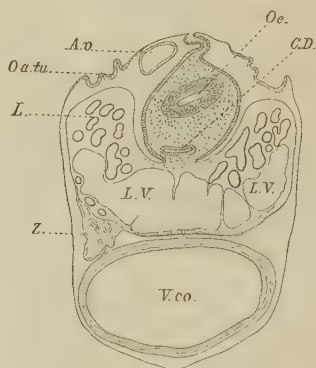


Fig. 5.



gegenüber stehen. Von dieser Stelle an ist somit unser Kanaldivertikel wieder nachweisbar und erstreckt sich, wie dies Textfig. 5 (C.D) zeigt, als Spaltraum in die Wand des Ösophagus hinein. Das Divertikel hat aber bei diesem Embryo nur eine Tiefe von 50 Mikren. Ventral von dem Divertikel steht die Ösophaguswand mit der Leber durch das hier ziemlich breite Leberösophagusgekröse in Verbindung. Die Ösophaguswand hat bei diesem Embryo ihren früheren Charakter verloren. Zwischen dem relativ niedrigen Cölomepithel und dem Entodermrohre hat sich nämlich eine mächtige Masse noch undifferenzierter mesodermaler, aus dem Cölomepithel hervorgegangener Zellen angesammelt.

Wenn wir die Befunde bei diesem Embryo mit den bei jüngeren Embryonen gewonnenen vergleichen, so lassen sich dieselben, wie ich glaube, in einfacher Weise durch die Annahme erklären, dass

es zu einer Abspaltung der ventralen Wand des Ösophagus von der ganzen dorsalen Wand des Sinus venosus gekommen ist, die, indem sie auch seitlich ausgegriffen hat, vor Allem dazu geführt hat, dass die ursprünglich vorhandene Verbindung der Ösophaguswand mit den Mesocardia lateralia vollständig getrennt wurde. So steht also bei dem Embryo von 20 mm Länge der Ösophagus mit der den Sinus venosus an die Leber befestigenden, später dem Septum pericardio-peritoneale zugehörigen Bindegewebsmasse, durch eine kurze gebogene Mesodermplatte in Verbindung, die, seitlich freie Ränder besitzend, die vordere Wand des Kanaldivertikels bildet. Am medianen Sagittalschnitte ist diese kurze Verbindungsplatte stets deutlich zu erkennen (vgl. Fig. 2 und 3 Taf. VII *V. Pl.*).

In der Folge verändern sich die Verhältnisse dieser Verbindungsplatte beträchtlich und das schon bei 20 mm langen Embryonen ganz kurze Kanaldivertikel verschwindet als Divertikel vollständig. Bei einem Embryo von 27 mm Länge, dessen Verhältnisse ich nun schildern will, beginnt die Verbindungsplatte, so wie bei dem Embryo von 20 mm Länge cranial, in Form zweier seitlich gelegener Leisten, die jedoch erst in der Höhe deutlich faltenförmig dorsalwärts vorspringen, in welcher auf den Schnitten die Mündungsstücke der Lebervenen getroffen erscheinen. Sie sitzen hier dem diese Venenabschnitte beherbergenden Theile des Septum pericardio-peritoneale dorsalwärts auf. Verfolgt man den Ansatz der Falten in der Serie caudalwärts, so sieht man, dass sich derselbe am Dorsaltheil des Septum pericardio-peritoneale medianwärts verschiebt, wobei die Falten zugleich immer höher werden, und schließlich fließen dieselben in der Mitte zu einer ventral vom Ösophagus gelegenen, leicht gekrümmten Platte zusammen, welche durch ein kurzes Gekröse (*v.M.*) mit der dorsalen Fläche der Leber in Verbindung steht (vgl. Textfig. 6). Diese Platte ist in der gleichen Lage und Beziehung zu Leber und Ösophagus, wie sie aus nachstehender Fig. 6 ersichtlich ist, auf acht Schnitten der Serie zu sehen. Erst auf dem neunten Schnitte zeigt die Platte, etwas links von ihrer Mitte, eine schmale Verbindung mit der Wand des Ösophagus, der sie sich angelegt hat. Diese Verbindung verbreitert sich auf den folgenden Schnitten (vgl. Textfig. 7), so dass die mittleren Partien der Platte gewissermaßen in der Wand des Ösophagus aufgehen, während ihre Ränder, als faltenförmige Ausladungen, der ventralen Wand des Ösophagus ziemlich dicht anliegen. Diese paarigen Fortsetzungen der Verbindungsplatte an der ventralen Ösophaguswand erstrecken sich bei diesem Embryo



über eine Länge von 80 Mikren und bilden mit der ventralen Ösophaguswand seitlich offene spaltförmige Rinnen, die caudalwärts seichter werdend auslaufen und die paarige Fortsetzung des Spalt-  
raumes zwischen Verbindungsplatte und Ösophaguswand darstellen.

Aus der eben gegebenen Schilderung geht somit bezüglich des Ansatzes resp. Ursprunges der Verbindungsplatte hervor, dass derselbe an dem dorsalen Theil des Septum pericardio-peritoneale sich befindet, und dass er, wie auch aus Frontalschnittserien ersehen werden kann, ein bogenförmiger ist, wobei der Ansatzbogen seine Konkavität cranialwärts wendet. Der Zustand, den wir bei dem Embryo von 27 mm Länge finden, lässt sich nun aus dem bei dem 20 mm langen gefundenen in der Weise erklären, dass man annimmt, es habe der Abspaltungsvorgang, der schon bei dem 20 mm langen

Fig. 6.

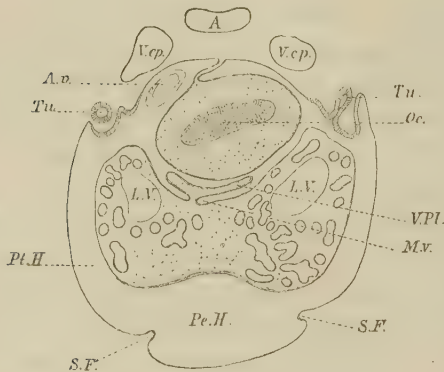
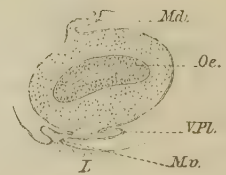


Fig. 7.



Embryo zu einer Lösung der ursprünglichen Verbindung des Ösophagus mit den Mesocardia lateralia geführt hat, noch weitere Fortschritte gemacht, und es habe sich die ventrale Wand des Kanaldivertikels, die, wie pag. 154 gezeigt wurde, mit der Leber durch das Leberösophagus-Gekröse in Verbindung steht, seitlich von der ventralen Ösophaguswand abgespalten, so dass sie zu der selbständigen Platte (*V.Pl.*) der Textfig. 6 wird und das Kanaldivertikel zu bestehen aufhört. Es muss dann weiter angenommen werden, dass dieser Process am Ende des Kanaldivertikels nicht Halt gemacht, sondern über dasselbe hinaus noch auf die ventrale Ösophaguswand übergegriffen hat, wodurch die den Spalt zwischen Verbindungsplatte und Ösophaguswand fortsetzenden, spaltförmigen Rinnen entstanden sind. Jedenfalls erfolgt aber auch, während sich diese Vorgänge abspielen,

ein vermehrtes Längenwachsthum des Ösophagus und der Verbindungsplatte, so dass dieselbe nunmehr eine beträchtliche Ausdehnung in craniocaudaler Richtung aufweist, die dann in der Folge noch zunimmt. Dies ist besonders an medianen Sagittalschnitten durch ältere Embryonen (vgl. Fig. 6 Taf. VII *V. Pl.*) gut zu sehen, die zugleich auch über die Verlaufsrichtung der Platte ein anschauliches Bild liefern. Dass die Verbindungsplatte in Anpassung an die Oberflächenverhältnisse des Ösophagus flach rinnenförmig ist, geht schon aus den Textfigg. 6 und 9 hervor.

Schon bei dem Embryo von 27 mm Länge zeigt das Gekröse, welches die Verbindungsplatte an die dorsale Leberfläche befestigt, deutliche Zeichen der beginnenden Rückbildung, und thatsächlich ist bei diesem Embryo auch seine caudale Fortsetzung, das Ösophagus-Lebergekröse, welches bei jüngeren Embryonen noch kontinuierlich vorhanden war, bereits geschwunden. So sehen wir denn an Querschnittserien durch nur Weniges ältere Embryonen die Verbindungsplatte ohne Gekröseverbindung mit der Leber frei zwischen diesem Organ und dem Ösophagus liegen (vgl. Textfig. 9 *V. Pl.*).

Die definitive Ausbildung des aus dem Spalt zwischen Ösophagus und Verbindungsplatte sich entwickelnden Canalis pericardio-peritonealis hängt nun in seinem weiteren Verlaufe mit einem Prozesse zusammen, der vom cranialen Ende der Perikardialhöhle beginnend, caudalwärts fortschreitet, bis er die cranialen faltenförmigen Ausläufer der Verbindungsplatte an den Seitentheilen des Dorsalabschnittes des Septum pericardio-peritoneale erreicht. Es ist das der Process der Verwachsung der seitlichen und dorsalen Wandabschnitte des Ösophagus mit der Leibeswand, der zum Schwunde des ganzen dorsalen, den Ösophagus beherbergenden Abschnittes der Perikardialhöhle führt.

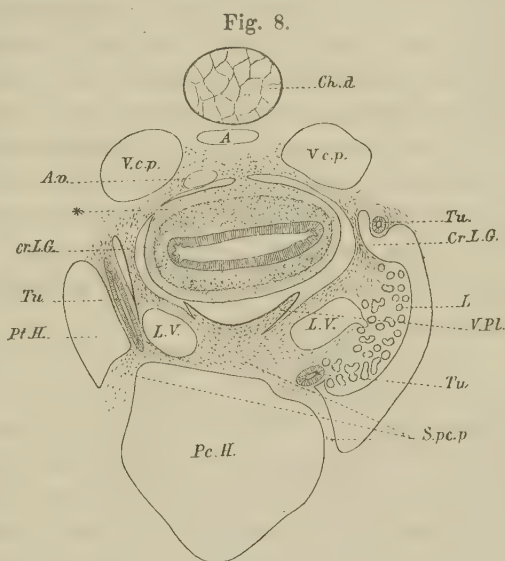
Schon RABL (10) erwähnt für Embryonen von *Pristiurus* mit 66 bis 68 Ursegmenten, dass der Ösophagus seiner ganzen Länge nach ein dorsales Gekröse besitzt. Das Gleiche gilt auch für Embryonen von *Acanthias vulgaris* von 10 mm Länge und ungefähr 66 Urvirbeln. Bei solchen Embryonen liegt der Ösophagus, nur durch sein Gekröse an die dorsale Leibeswand befestigt, frei in der Perikardialhöhle und zeigt dabei eine fast rein cylindrische Gestalt. Schon bei Embryonen von 12 mm Länge hat der Ösophagus in seinem an das Schlundrohr anschließenden Abschnitte seine Form geändert, indem er dorsoventral abgeplattet, auf dem Querschnitte oval erscheint, während er weiter caudal seine cylindrische

Gestalt zunächst noch bewahrt hat. Dabei ist aber, während in dem plattgedrückten cranialen Abschnitte noch ein ziemlich weites Lumen seines Entodermrohres nachzuweisen ist, in seinem cylindrischen Abschnitte auf eine kurze Strecke weit sein Lumen bereits verschwunden. Dort nun, wo der Ösophagus die platte Gestalt zeigt, sehen wir seine Seitenränder mit der seitlichen Perikardialwand verwachsen, und zwar erstreckt sich diese Verwachsung über eine Strecke von 100 Mikren. Da die Verwachsung aber nur die Seitenränder des Ösophagus betrifft, erstrecken sich dorsal vom Ösophagus zu beiden Seiten seines Gekröses zwei cranialwärts gerichtete, blinde Buchten der Perikardialhöhle. Bei 18 mm langen Embryonen ist der Ösophagus bereits seiner ganzen Länge nach in dorsoventraler Richtung abgeplattet, doch ist diese Abplattung am stärksten an seinem cranialsten Abschnitte, auch ist die Strecke seines Entodermrohres, die ein Lumen nicht nachweisen lässt, beträchtlich länger geworden. Die Verwachsung seiner Seitenränder mit der Wandung der Perikardialhöhle erstreckt sich nun über 13 Schnitte. Somit haben jetzt die oben erwähnten blinden Perikardialbuchten eine Tiefe von 130 Mikren. Bei 22 mm langen Embryonen haben die geschilderten Processe, aber insbesondere die Anwachsung der Seitenränder des Ösophagus, noch weitere Fortschritte gemacht, so dass die dorsalen Perikardialbuchten eine Tiefe von 220 Mikren erlangen.

Bei noch älteren Embryonen vertiefen sich diese Buchten nun nicht mehr weiter, trotzdem die Anwachsung der Seitenränder des Ösophagus caudalwärts unaufhaltsam fortschreitet. So beträgt die Tiefe dieser Bucht bei einem Embryo von 22 mm Länge nur noch 150 Mikren, und bei einem Embryo von 24 mm Länge 75 Mikren, trotzdem bei dem letzteren die Verwachsung des Ösophagus mit der seitlichen Leibeswand bis an die Stelle derselben heranreicht, in der die beiden Ductus Cuvieri eingelagert sind. Es erfolgt somit bei Embryonen von 20 mm Länge angefangen, deutlich nachweisbar eine Verödung dieser dorsal vom Ösophagus gelegenen Perikardialbuchten, durch eine in craniocaudaler Richtung allmählich vor sich gehende Verwachsung der dorsalen Oberflächenabschnitte des Ösophagus mit der Leibeswand, die in der Folge bei Embryonen von 24 mm Länge und darüber immer rascher erfolgt, so dass sie bei Embryonen von 32 mm Länge die Anwachsung der Seitenränder des Ösophagus nahezu eingeholt hat, indem bei einem solchen Embryo die Tiefe dieser hier überaus schmalen Bucht nur zwischen 20 und 30 Mikren mehr beträgt. Dabei hat bei diesem Embryo die Verwachsung der Seiten-

ränder des Ösophagus das Gebiet der Leibeswand, in welchem die Ductus Cuvieri verlaufen, caudalwärts überschritten. Der caudalste Abschnitt dieser Verwachsung ist auf der rechten Seite des Querschnittes der Textfig. 8 bei \* eben so zu sehen, wie der letzte Rest der oben erwähnten Perikardialbucht.

Diese Figur zeigt ferner das Verhalten des Ansatzes der beiden cranialen faltenförmigen Ausläufer der Verbindungsplatte am Dorsaltheil des Septum pericardio-peritoneale, an dem sie cranialwärts bis an die Wand des Sinus venosus heran verlaufen. Textfig. 9 zeigt einen Querschnitt durch den Ösophagus und die nunmehr freie Verbindungsplatte desselben Embryo, und Textfig. 10 lässt das Verhalten der caudalen Ausläufer der Verbindungsplatte an der ventralen Ösophaguswand des gleichen Embryo erkennen.



Nun macht aber der oben geschilderte Verwachsungsprocess noch immer nicht Halt, sondern schreitet in caudaler Richtung noch eine, wenn auch kurze Strecke weit fort. Seitlich setzt sich nun die der

Fig. 9.

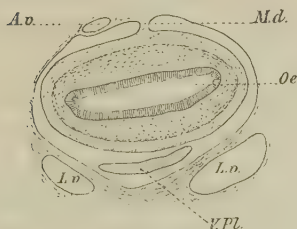


Fig. 10.



Perikardialhöhle zugekehrte Oberfläche der Leibeswand caudalwärts unmittelbar in die dem Ösophagus zugekehrte Oberfläche des cranialen Lebergekröses und der Leber fort (vgl. Fig. 7 Taf. VII), und so ist es klar, dass der Ösophagus, wenn er noch weiter caudalwärts



mit seiner Umgebung verwächst, die Verwachsung nur dorsal mit der Leibeswand erfolgen kann, seitlich aber das craniale Lebergekröse betreffen muss. Dies ist denn auch aufs deutlichste an dem Querschnitte der Textfig. 12 durch einen Embryo von 34 mm Länge, der um Weniges weiter caudal geführt ist wie der Querschnitt der Textfig. 8, zu erkennen. Hier sehen wir nämlich den Ösophagus in diesem Gebiete nicht nur mit der dorsalen Leibeswand, sondern auch mit den dorsalen Abschnitten des cranialen Lebergekröses verwachsen<sup>1</sup>. Nun erstreckt sich aber schon bei Embryonen von 32 mm Länge die Verwachsung des Ösophagus mit der Leibeswand in der Gegend der caudalen Wand des Sinus venosus so weit ventralwärts, dass sie bis an die Stelle heranreicht, an welcher die cranialen Enden der Verbindungsplatte auslaufen, so dass es beim weiteren Fortschreiten des Processes zu einer Verwachsung derselben mit dem Ösophagus kommen kann.

Nun sehen wir die in frühen Stadien vorhandenen Ductus pericardio-peritoneales, in Folge des eben geschilderten Obliterationsvorganges, eben so geschwunden wie den ganzen dorsalen, den Ösophagus beherbergenden Abschnitt der Perikardialhöhle selbst, so dass nunmehr die dorsale Wand dieser Höhle von der ventralen Wand des Ösophagus gebildet wird. Zwischen dieser Wand des Ösophagus und der dorsalen Wand des Sinus venosus befindet sich ein spaltförmiger Gang, den auch RABL (10) bei einem Embryo von *Pristiurus* beschreibt und abbildet (l. c., Fig. 8 Taf. XIV). Derselbe bildet in diesem Entwicklungsstadium die einzige Kommunikation zwischen Perikardial- und Peritonealhöhle. Dieser Gang führt jedoch nicht direkt in die Peritonealhöhle hinaus, sondern zunächst in den Spalt zwischen Verbindungsplatte und Ösophagus, den ich Kanalspalt nennen will, der seitlich jederseits durch eine lange, schlitzförmige Öffnung mit der eigentlichen Peritonealhöhle communicirt.

Ist nun einmal die Verwachsung des Ösophagus mit seiner Umgebung so weit fortgeschritten, dass sie, wie oben erwähnt wurde, die cranialen faltenförmigen Enden der Verbindungsplatte erreicht hat, dann beginnen diese Ränder ihrerseits von ihrem cranialen Ende aus caudalwärts mit den Seitentheilen der ventralen, noch freien und auch fernerhin freibleibenden Wand des Ösophagus zu verwachsen

<sup>1</sup> Ein Theil dieses Gekröses bleibt jedoch auch bei dem ältesten untersuchten Embryo von 40 mm Länge frei und richtet seinen zwischen Leber und Leibeswand angespannten Rand caudalwärts.

und dadurch die schlitzförmige Öffnung des Kanalspaltcs von ihrer cranialen Seite her zu verkürzen, zugleich aber auch den Kanalspalt in einen Kanal umzuwandeln. Der Beginn dieses Processes ist an einem Embryo von 34 mm Länge sehr schön zu erkennen, und habe ich daher in nebenstehender Fig. 11 eine etwas schematisirte Rekonstruktion der in Betracht kommenden Partien dieses Embryo gegeben. Die Figur zeigt den Ösophagus etwa in der Höhe der caudalen Wand des Sinus venosus quer durchschnitten und seine Verbindung mit der Leibeswand durch quere Schraffirung angedeutet. Ferner erscheint die ventrale Leibeswand mit der Leber fortgenommen. Mit *cr.L.G.* ist das frontal durchtrennte craniale Lebergekröse bezeichnet, von dem bei *a, a* die dorsalen Abschnitte der Leber abgetrennt wurden.

Fig. 11.

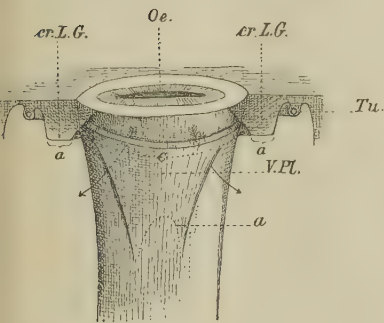
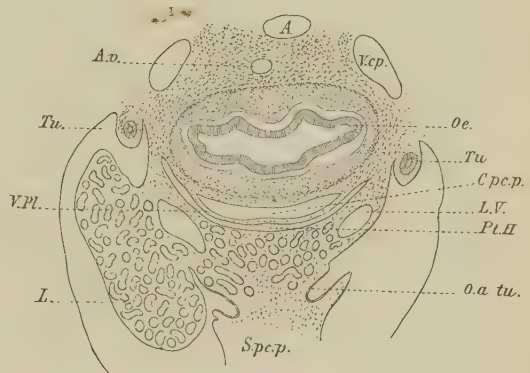


Fig. 12.



Seitlich von dem cranialen Lebergekröse zeigt sich die cranial gerichtete, rinnenförmige Nische der Peritonealhöhle, an deren Wand der MÜLLER'sche Gang (*Tu*) vorspringt. Ventral vom Ösophagus sieht man die Verbindungsplatte, die von ihrem Ansatz am Septum pericardiaco-peritoneale abgetrennt ist. In den Kanalspalt sind zwei Pfeile eingezeichnet, die mit ihren Spitzen durch die schlitzförmigen Öffnungen dieses Spaltcs herausragen. Die beiden Schenkel der bogenförmigen punktierten Linie *x* bezeichnen die medialen Grenzen der beiden rinnenförmigen Ausläufer des Kanalspaltcs.

Die Verbindungsplatte hat somit, wie aus diesem Konstruktionsbilde hervorgeht, im Bereiche einer kurzen cranialen Strecke ihre freien Seitenränder, die an den Ösophagus angewachsen sind, verloren und der Kanalspalt erscheint daher in diesem Gebiete seitlich abgeschlossen. Dies zeigt auch der Querschnitt der Textfig. 12, welcher

denselben Embryo betrifft. Die Gegend, in welcher dieser Schnitt geführt zu denken ist, bezeichnet in Fig. 11 die punktirte Linie c.

An der Hand unseres Konstruktionsbildes wird es nun nicht schwer fallen, sich eine Vorstellung darüber zu bilden, wie sich die definitiven Verhältnisse des Canalis pericardiacoperitonealis herstellen. Die in craniocaudaler Richtung erfolgende Verwachsung der freien Ränder der Verbindungsplatte mit der ventralen Ösophaguswand macht nämlich in der Folge immer weitere Fortschritte, wodurch die schlitzförmigen Öffnungen des Kanalspaltes immer kürzer werden, während die zum Kanal umgewandelte Strecke des Kanalspaltes immer länger wird. Hat endlich die Verwachsung der Ränder der Verbindungsplatte so weit caudalwärts vorgegriffen, dass sie in das Gebiet des caudalen paarigen Abschnittes des Kanalspaltes übergreift, dann sehen wir den zuerst einfachen Canalis pericardiacoperitonealis sich an seinem Ende in zwei kurze Kanäle gabeln, die durch getrennte schlitzförmige Öffnungen an der Ventralseite des Ösophagus in die Peritonealhöhle einmünden. Dieser Zustand, der den definitiven Verhältnissen nahezu entspricht, ist bei einem Embryo von 40 mm Länge bereits erreicht. An diesem Embryo sehe ich aber auch, dass der Canalis pericardiacoperitonealis erheblich schmaler geworden ist, als der Kanalspalt bei dem Embryo von 34 mm Länge war, was beweist, dass nicht bloß die äußersten Ränder der Verbindungsplatte mit der Ösophaguswand verwachsen, sondern, dass auch noch ein an diese Ränder anschließender Streifen der Platte in die Verwachsung einbezogen wird. So wie bei jüngeren Embryonen die paarige, caudale Fortsetzung des Kanalspaltes sich asymmetrisch zeigt, indem sie links meist kürzer und seichter (vgl. Textfig. 10 und 11) ist als rechts, finde ich bei dem Embryo von 40 mm Länge, sowie beim ausgebildeten Thiere den linken Schenkel des Canalis pericardiacoperitonealis kürzer und mit einer engeren Mündung versehen wie den rechten.

Aus dem Gesagten ergibt sich, dass der Canalis pericardiacoperitonealis bei *Acanthias vulgaris* recht complicirten Vorgängen seine Entstehung verdankt und dass wir ihn keineswegs als den Rest einer primitiven Verbindung zwischen Perikardial- und Peritonealhöhle betrachten dürfen, obwohl er mit der Ausbildung des Kanaldivertikels schon zu einer Zeit sich zu entwickeln beginnt, in der diese beiden Leibeshöhlenabschnitte sowohl dorsal, als ventral von den Mesocardia lateralia in weiter Verbindung mit einander stehen.

Ähnliche Verhältnisse wie beim ausgebildeten *Acanthias vulgaris* zeigt der *Canalis pericardiac-peritonealis* bei *Raja*, für welche Form er von MONRO (6) zuerst beschrieben und abgebildet wurde (l. c. Taf. II). Auch hier gabelt er sich und liegt die Mündung seines linken Schenkels weiter cranial als die des rechten. Dies geht schon aus MONRO's Abbildung hervor. Auch kann ich das, was dieser Autor sagt und abbildet, nach der Untersuchung eines Exemplars von *Raja clavata*, als richtig bestätigen. Nur in so fern besteht eine geringe Differenz zwischen *Raja* und *Acanthias*, als bei ersterer Form das unpaare Stück des Kanals relativ kürzer ist als bei letzterer und die paarigen Schenkel desselben daher bei *Raja* beträchtlich länger erscheinen. Aber durchaus nicht bei allen Selachiern finden sich, wie man nach der Angabe OWEN's<sup>1</sup> (9) und Anderer meinen möchte, ähnliche Verhältnisse. Am ursprünglichsten, weil den Verhältnissen bei *Acanthias*-Embryonen von 34 mm Länge am ähnlichsten, finde ich den Kanal, sowohl was seine Ausdehnung als auch seine Mündungsverhältnisse anbelangt, bei *Squatina laevis* (angelus). Hier erscheint er nämlich relativ sehr breit und seiner ganzen Länge nach einfach. Er mündet jederseits mit einer langen schlitzförmigen Öffnung in die Peritonealhöhle, doch sind die beiden Öffnungen nicht gleich groß, vielmehr ist die linke beträchtlich länger als die rechte. Denkt man sich in unserer Textfig. 11 (pag. 161) den Ausläufer des Kanalspaltes links weiter caudalwärts reichend als rechts und die Ränder der Verbindungsplatte bis zur Hälfte der Längenausdehnung, die sie in dieser Figur haben, mit der Ösophaguswand verschmolzen, so hat man die Verhältnisse vor sich, die ich bei *Squatina* nachweisen konnte.

Bei je einem Exemplare von *Mustelus vulgaris* und *Seyllium stellare* finde ich den *Canalis pericardiac-peritonealis* zwar auch einfach, doch ist er viel schmaler wie bei *Squatina* und zeigt Kaliberverhältnisse wie bei *Acanthias*. Er besitzt jedoch bei beiden Formen nur eine schlitzförmige Mündung an der linken Seite der ventralen Wand des Ösophagus, nahe der Mitte. Wahrscheinlich ist sowohl bei *Mustelus vulgaris* als auch bei *Seyllium stellare* der Kanal ursprünglich auch gegabelt, verliert aber seinen zweiten Schenkel und dessen Mündung durch Obliteration. Am auffallendsten zeigen sich

<sup>1</sup> OWEN sagt pag. 472: »In the Plagiostomes it bifurcates, often leaving the pericardium, into two canals, which diverge and open into the peritoneum, opposite the end of the oesophagus.«



die Verhältnisse unseres Kanals bei *Torpedo marmorata*. Bei dieser Form ist wie bei *Raja clavata* der Sinus venosus mit dem Septum pericardiac-peritoneale durch eine dreieckige, verhältnismäßig hohe Membran verbunden, die jedenfalls aus einer ähnlichen kurzen Verbindungsbrücke entstanden ist, wie sie bei *Acanthias* und anderen den Sinus venosus an das Septum pericardiac-peritoneale befestigt (vgl. auch Fig. 6 Taf. VII). Während aber bei *Raja clavata* die dorsale Fläche der Herzkammer mit dieser Membran verwachsen ist, lässt sich Ähnliches bei *Torpedo* nicht nachweisen.

Zwischen dem Sinus venosus, dieser Membran und der dorsalen Wand der Perikardialhöhle befindet sich nun ein spaltförmiger Raum, der sich bei *Raja* caudalwärts trichterförmig verjüngt und in den median gelegenen, unpaaren Abschnitt des Canalis pericardiac-peritonealis übergeht. Bei *Torpedo* lässt sich eine derartige trichterförmige, median gelegene Ausbuchtung dieses Raumes nicht nachweisen. Dagegen findet sich rechterseits, aus dem Raume hervorgehend, mit spaltförmiger Öffnung beginnend, ein Kanal, der an der rechten Seite der ventralen Wand des Ösophagus so ausmündet, wie bei *Raja* der rechte Schenkel des Kanals. Linkerseits war ein ähnlicher Kanal bei *Torpedo* nicht nachzuweisen. Wie sich nun die etwas abweichenden Verhältnisse dieses einseitig vorhandenen Canalis pericardiac-peritonealis bei *Torpedo* entwickelt haben dürften, lässt sich nach den Befunden am ausgewachsenen Thiere schwer beurtheilen, doch zweifle ich nicht daran, dass auch hier die Anlage der ganzen Bildung ursprünglich eine ähnliche war wie bei *Acanthias*, und dass die asymmetrische Lage des Kanals durch Obliteration der linken Abtheilung der Anlage entstanden sein wird.

Einfach ist der Canalis pericardiac-peritonealis nach OWEN (9) bei den Chimaeren, bei *Planirostra* (*Spatularia*) und beim Stör. Dass bei der letzteren Form der Kanal eine ganz ähnliche Lage zeigt, wie bei *Acanthias*, aber eine ziemlich genau median gelegene Peritonealmündung besitzt, davon konnte ich mich an einem jungen Exemplar von *Accipenser sturio* überzeugen. Bei *Polypterus* soll nach J. MÜLLER (8) zwar eine Kommunikation zwischen Herzbeutel und Peritonealhöhle nicht bestehen, der erstere jedoch eine tiefe caudalwärts gerichtete Ausbuchtung besitzen.

Wie wir ferner aus den Ausführungen desselben Autors (7) wissen, besitzen die Myxinoiden sowohl wie *Ammocoetes* eine weite Verbindung zwischen Perikardial- und Peritonealhöhle, während diese Verbindung bei *Petromyzon* fehlt. Näheres über diese Verbindungs-

öffnung anzugeben vermag ich jedoch nicht, da mir Material, um eigene Untersuchungen über die Lagebeziehungen dieser Öffnung anzustellen, mangelte.

Was nun die Art und Weise anbelangt, wie sich der Abschluss der ventralen Kommunikation zwischen Herzbeutel und Peritonealhöhle bei den Embryonen von *Acanthias* einer- und denen der urodelen Amphibien und Sauropsiden andererseits herstellt, so ist eine große Ähnlichkeit der dabei sich abspielenden Vorgänge und beteiligten Bildungen nicht zu verkennen. Dies gilt insbesondere mit Rücksicht auf die Sauropsiden. Ich habe seiner Zeit für *Lacerta* die Vorgänge und Bildungen geschildert (4), die zur Entwicklung des ventralen Diaphragmas (S. pericardio-peritoneale) führen und gezeigt, dass außer den Mesocardia lateralia der Leber und dem ventralen Lebergekröse auch noch seitliche Schlussfalten, also, wie wir jetzt wissen, genau dieselben Bildungen an der Herstellung dieser Scheidewand beteiligt sind, wie bei *Acanthias*. Ferner konnte ich mittheilen (4), dass auch bei *Tropidonotus* und dem Hühnchen der Process dieser Scheidewandbildung in ähnlicher Weise abläuft wie bei *Lacerta*. Neuerdings hat nun RAVN (11) die Entwicklung des ventralen Diaphragmas beim Hühnchen genau untersucht und konnte die von mir für *Lacerta* gemachten Angaben auch für das Hühnchen ausführlich bestätigen.

Bei den urodelen Amphibien beteiligt sich, wie wir aus den Untersuchungen von MATHES (5) wissen, das Mesohepaticum, welches bei diesen Thieren frühzeitig schwindet, an der Bildung des Septum pericardio-peritoneale nicht, auch erfolgt der Abschluss der ventralen Kommunikation der Perikardialhöhle ohne Vermittelung von Schlussfalten in der Weise, dass die Leberkante, welche die perikardiale Fläche der Leber gegen die peritoneale abgrenzt, vom Mesocardium laterale aus, mit der seitlichen Leibeswand entlang zweier in der Medianebene sich treffenden Spirallinien verwächst. Wenn also hier gewisse nicht unbeträchtliche Differenzen bestehen, so scheint mir doch der Process des Abschlusses der ventralen Kommunikation der Perikardialhöhle bei Urodelen und *Acanthias* im Principe ein übereinstimmender zu sein. Denn in der Hauptsache, nämlich darin, dass die perikardiale Oberfläche der Leber zur Bildung des Septum pericardio-peritoneale herangezogen wird, stimmt der Process bei beiden Formen überein.

Nicht unerwähnt will ich lassen, dass bei *Salamandra*, wie ich den Angaben von MATHES (5) entnehme, die Abschnürung des Sinus

venosus von der Leber, in Folge der Lageverschiebung, welche dieses Organ in caudaler Richtung erleidet, eine viel vollkommenere wird als bei *Acanthias* und zur Bildung einer annähernd frontal gestellten Platte (*Membrana hepato-pericardiaca* MATHES) führt, die den Sinus venosus zunächst noch mit der Leber, später aber, wenn sich die letztere auch vom Septum pericardiaco-peritoneale abgeschnürt hat, mit letzterem verbindet. In dieser Platte, die schließlich zu einer ganz dünnen Membran wird, verläuft die hintere Hohlvene und mit der Platte verbindet sich die ihr anliegende Fläche der Herzkammer. Bei *Acanthias* entspricht dieser Membran das frontale Sinusgekröse (vgl. Fig. 6 Taf. VII). Bei *Torpedo* und *Raja* sehe ich eine ähnliche Membran (vgl. pag. 164) entwickelt, und bei *Raja* ist mit ihr, wodurch die Übereinstimmung mit *Salamandra* noch augenfälliger wird, wie bereits erwähnt wurde, die anliegende Fläche der Herzkammer verwachsen. Dorsal von der *Membrana hepato-pericardiaca* befindet sich bei Salamander-Embryonen eine durch das Lungenvenengekröse in zwei ungleiche Abtheilungen getheilte, spaltförmige Bucht der Perikardialhöhle, die seitlich und caudal mit der übrigen Leibeshöhle communicirt.

Bezüglich des Abschlusses dieser dorsalen Kommunikationen der Perikardialhöhle besteht nun zwischen *Salamandra* und *Acanthias* eine ziemlich weitgehende Übereinstimmung, da es sich bei beiden um dabei thätige Obliterationsvorgänge handelt, die durch Verwachsung des Ösophagus mit gewissen Strecken der Leibeswand bedingt sind. Auch bei *Salamandra* handelt es sich, wie bei *Acanthias*, zunächst um eine Verwachsung der seitlichen Theile des Ösophagus mit der Leibeswand, welche die Bildung paariger, dorsal vom Ösophagus gelegener Leibeshöhlenbuchten bedingt. Während aber bei *Acanthias* diese Buchten im weiteren Verlaufe der Entwicklung spurlos verschwinden, sehen wir sie bei *Salamandra*, wie MATHES (5) richtig angegeben hat, in Beziehung zur Vorniere stehen, indem nicht nur die Vornierentrichter in sie münden, sondern auch der Vornierenglomerulus in sie hineinragt. Indem sich weiterhin diese Buchten caudalwärts gegen die übrige Peritonealhöhle abschließen, werden sie zum Hohlraume des MALPIGHI'schen Körperchens der Vorniere. Nun wächst aber bei *Salamandra* nicht nur der Ösophagus seitlich an die Leibeswand an, sondern auch der proximalste Abschnitt der Lungen, und dadurch kommt es schließlich zur Verödung der beiden dorsalen Kommunikationsöffnungen der Perikardialhöhle. Ist dieselbe einmal erfolgt, dann endigt die oben erwähnte, dorsal vom Sinus

venosus und der Membrana hepato-pericardiaca gelegene Bucht blind. Wie schon MATHES (5) hervorhebt, spielen die Ductus Cuvieri bei dem Abschlusse der Perikardialhöhle genau so wie bei Acanthias keinerlei Rolle.

Auf die ziemlich verwickelten Vorgänge, die bei Amnioten dem Verschlusse des Ductus pleuro-pericardiaci vorhergehen und denselben gewissermaßen vorbereiten, will ich hier nicht näher eingehen. Nur so viel möchte ich bemerken, dass es sich bei dem Verschlusse der Gänge selbst um im Wesentlichen ganz ähnliche Obliterationsvorgänge handelt.

Innsbruck, im März 1900.

---

## Verzeichnis der benutzten Litteratur.

---

- 1) BALFOUR, F. M., A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.
  - 2) — Handbuch der vergleichenden Embryologie. Deutsch von B. VETTER. Jena 1881.
  - 3) CHORONSHITZKY, B., Die Entstehung der Milz, Leber, Gallenblase, Bauchspeicheldrüse und des Pfortadersystems bei den verschiedenen Abtheilungen der Wirbelthiere. Anatomische Hefte. Bd. XIII. Heft 2/3. 1900.
  - 4) HOCHSTETTER, F., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. II. Lacerta, Tropicodonotus. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XIX. 1892.
  - 5) MATHES, R., Zur Morphologie der Mesenterialbildungen bei Amphibien. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXIII. 1895.
  - 6) MONRO, A., Vergleichung des Baues und der Physiologie der Fische mit dem Bau des Menschen und der übrigen Thiere. Aus dem Englischen übersetzt von J. G. SCHNEIDER. Leipzig 1787.
  - 7) MÜLLER, J., Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Berlin 1841.
  - 8) — Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden und über das natürliche System der Fische. Berlin 1846.
  - 9) OWEN, R., On the Anatomy of Vertebrates. Vol. I. London 1866.
  - 10) RABL, C., Theorie des Mesoderms. Bd. I. Leipzig 1897 und Morpholog. Jahrb. Bd. XV, 1889. Bd. XVIII, 1892. Bd. XXIV, 1896.
  - 11) RAVN, E., Die Bildung des Septum transversum beim Hühner-Embryo. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abtheilung. 1896.
-



## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel VII.

Buchstabenerklärung (gültig auch für sämtliche Textfiguren).

|   |   |
|---|---|
| <i>A</i> Aorta,                                 | <i>M.d</i> Mesenterium dorsale,               |
| <i>A.C</i> Canalis auricularis,                 | <i>M.v</i> Mesenterium ventrale,              |
| <i>A.v</i> Arteria vitellina,                   | <i>O.a.Tu</i> Ostium abdominale des MÜLLER-   |
| <i>Atr</i> Atrium cordis,                       | schen Ganges,                                 |
| <i>Bu.co</i> Bulbus cordis,                     | <i>Oe</i> Ösophagus,                          |
| <i>C.D</i> Kanaldivertikel,                     | <i>Oe.W</i> Ösophaguswand,                    |
| <i>Ch.d</i> Chorda dorsalis,                    | <i>Pc.H</i> Perikardialhöhle,                 |
| <i>C.pe.p</i> Canalis pericardiac-peritonealis, | <i>Pt.H</i> Peritonealhöhle,                  |
| <i>cr.L.G</i> craniales Lebergekröse,           | <i>S.F</i> Schlussfalte der Perikardialhöhle, |
| <i>D</i> Darm,                                  | <i>S.pc.p</i> Septum pericardiac-peritoneale, |
| <i>D.C</i> Ductus Cuvieri,                      | <i>S.v</i> Sinus venosus,                     |
| <i>D.ch</i> Ductus choledochus,                 | <i>V.co</i> Ventriculus cordis,               |
| <i>D.pe.p</i> Ductus pericardiac-peritonealis,  | <i>V.c.p</i> V. cardinalis post.,             |
| <i>G.Bl</i> Gallenblase,                        | <i>V.Pl</i> Verbindungsplatte,                |
| <i>L</i> Leber,                                 | <i>Tu</i> MÜLLER'scher Gang,                  |
| <i>L.V</i> Lebervene,                           | <i>Z</i> Zottenbildungen.                     |
| <i>Ma</i> Mesohepaticum antierius,              |   |

Sämtliche Figuren stellen Schnitte durch Embryonen von *Acanthias vulgaris* dar.

- Fig. 1. Querschnitt durch einen Embryo von 8 mm Länge in der Gegend des Sinus venosus.
- Fig. 2. Medianer Sagittalschnitt durch die Herz- und Lebergegend eines Embryo von 13 mm Länge.
- Fig. 3. Medianer Sagittalschnitt durch die Herz- und Lebergegend eines Embryo von 22,2 mm Länge.
- Fig. 4. Frontalschnitt durch die Herzgend eines Embryo von 22 mm Länge.
- Fig. 5. Frontalschnitt durch die Herzgend eines Embryo von 24 mm Länge.
- Fig. 6. Medianer Sagittalschnitt durch die Gegend des Septum pericardiac-peritoneale eines Embryo von 33 mm Länge.
- Fig. 7. Frontalschnitt durch einen Embryo von 22 mm Länge.
- Fig. 8. Frontalschnitt durch einen Embryo von 24 mm Länge.



Fig. 1.

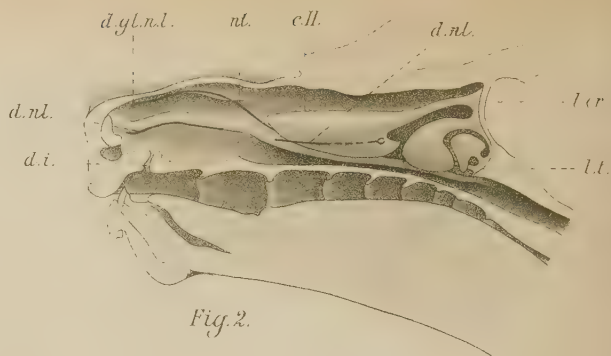
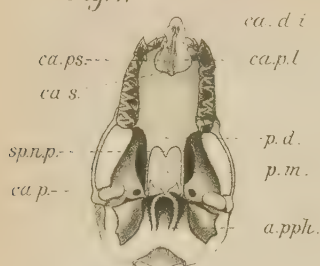


Fig. 3.

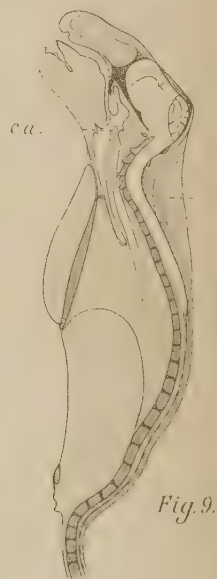
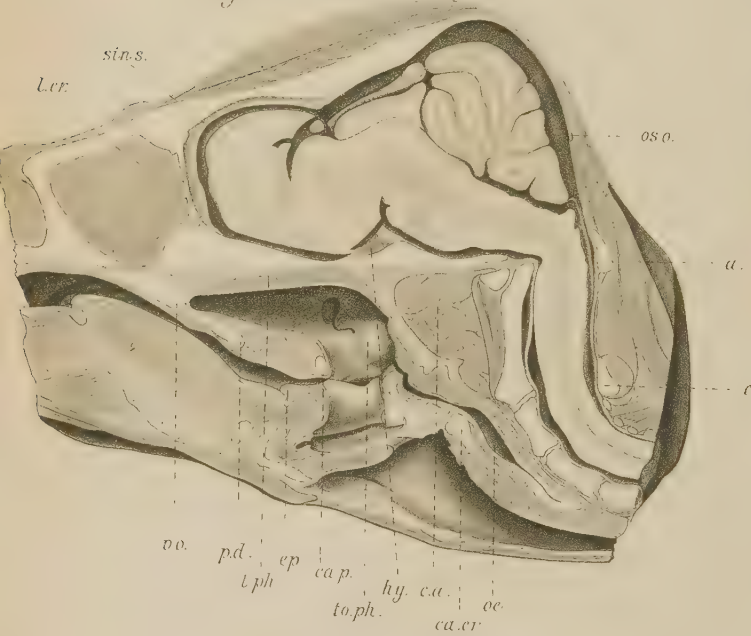


Fig. 6.



m. t.  
os p.  
ca.

Fig. 4.

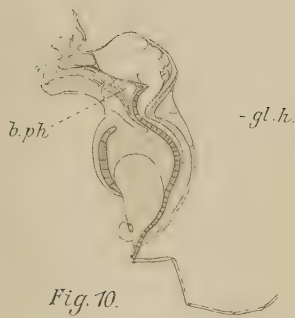
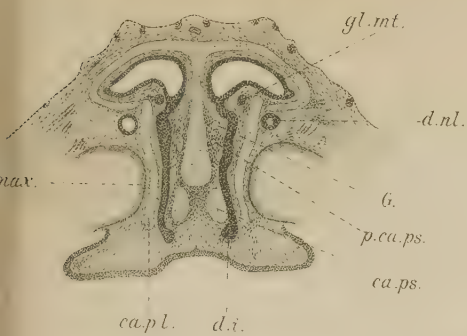


Fig. 10.

Fig. 1-9 Vespertilionidae, Fig. 10 Rhinolophidae

Fig. 5



Fig. 7.



Fig. 8.









Fig. 11.

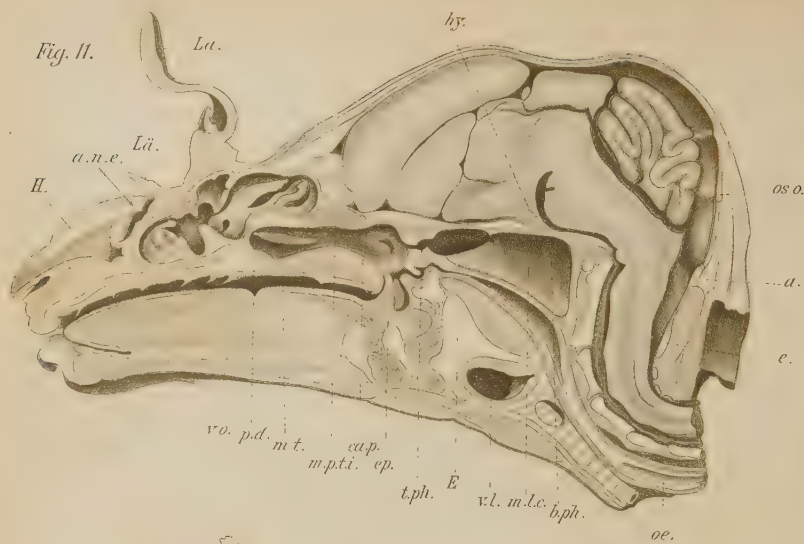


Fig. 12.

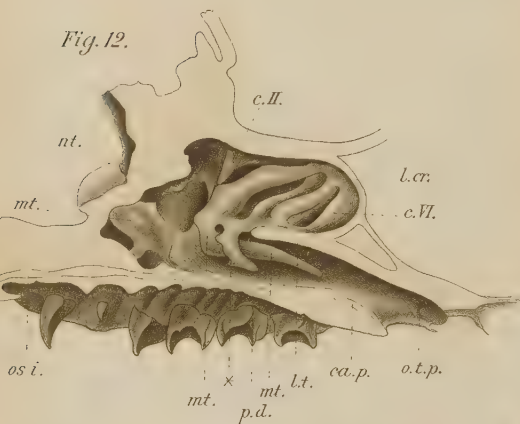


Fig. 13.

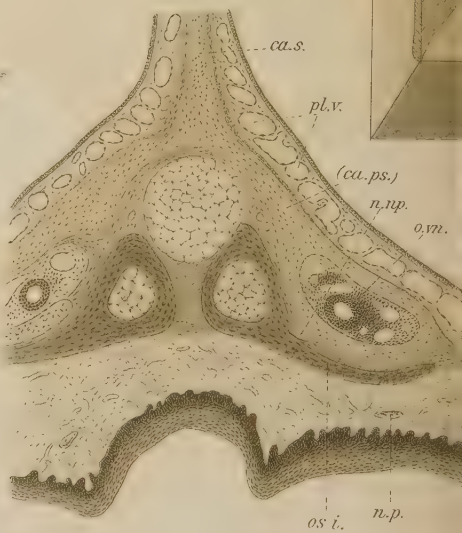


Fig. 14.

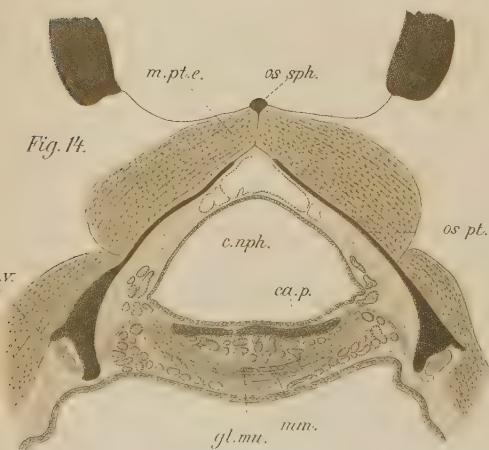


Fig. 15.

Rhinolophidae.

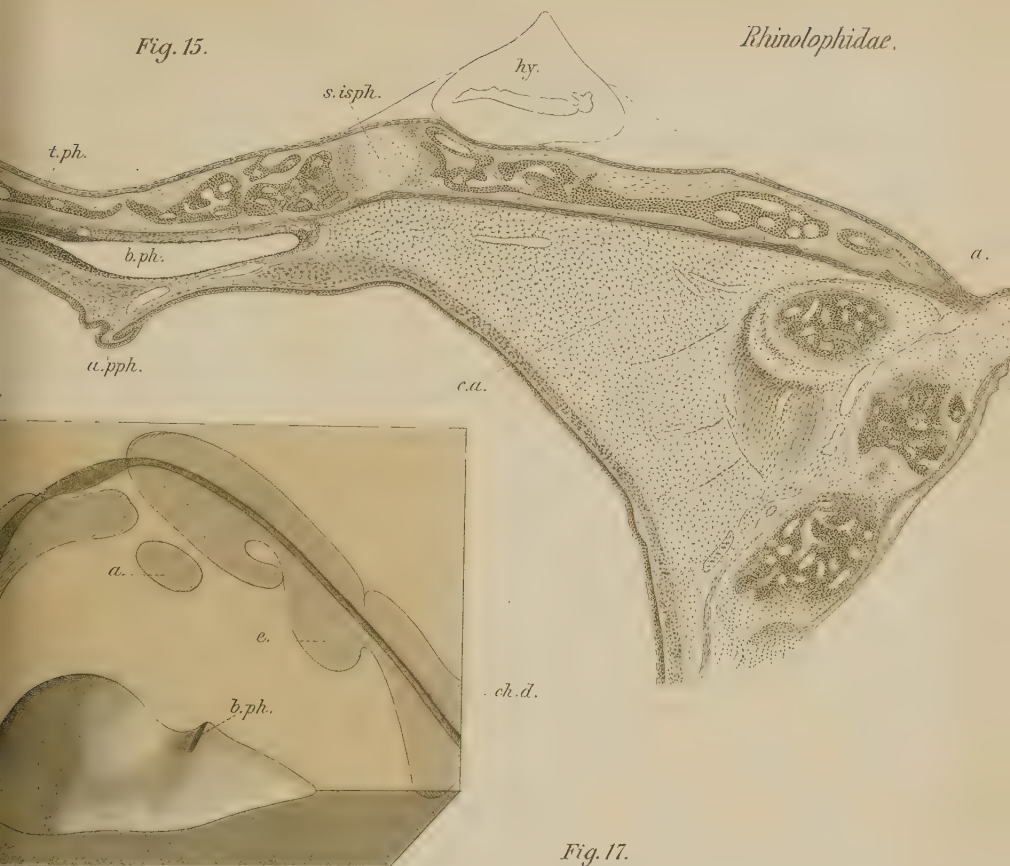
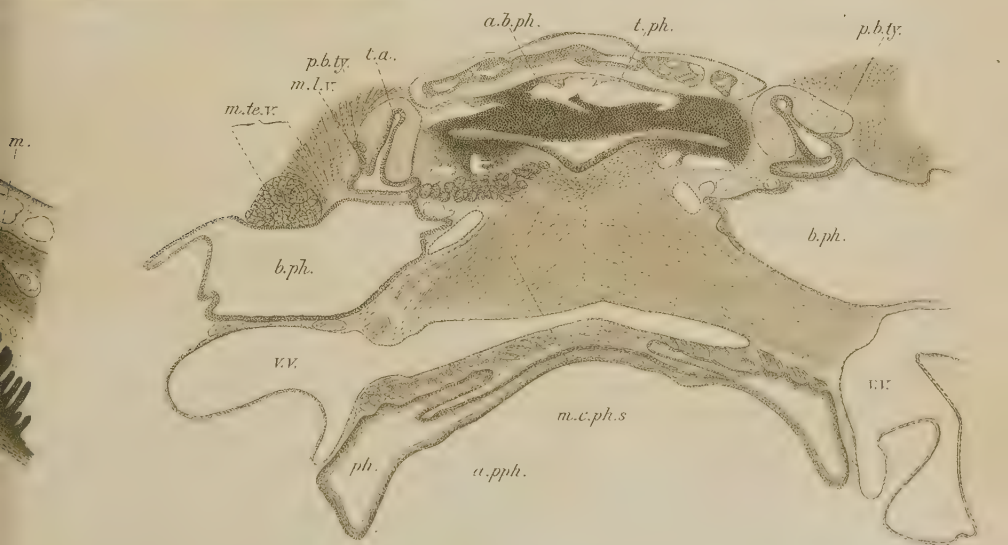


Fig. 17.







*Rhinolophus*

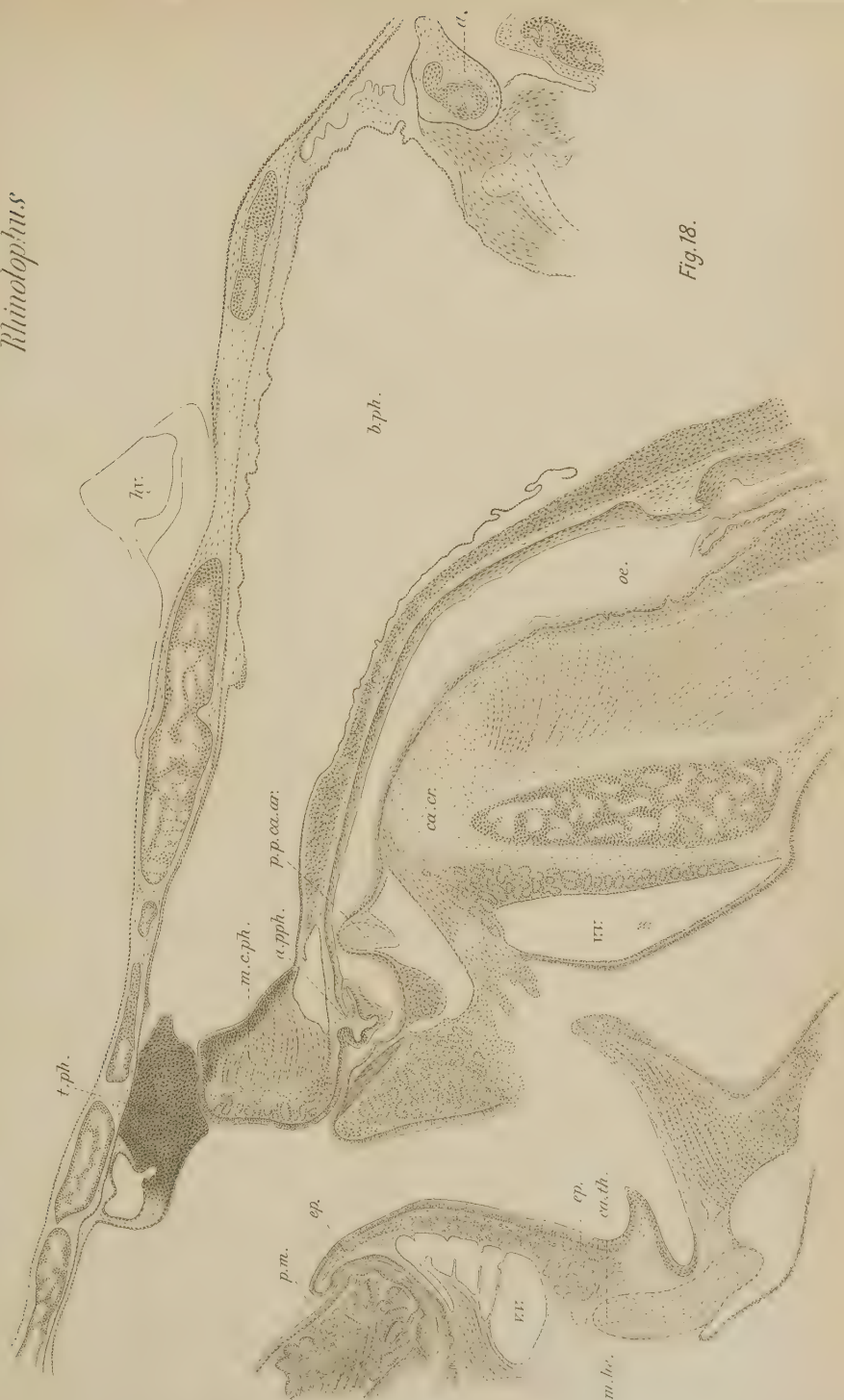


Fig. 18.



Fig. 1.

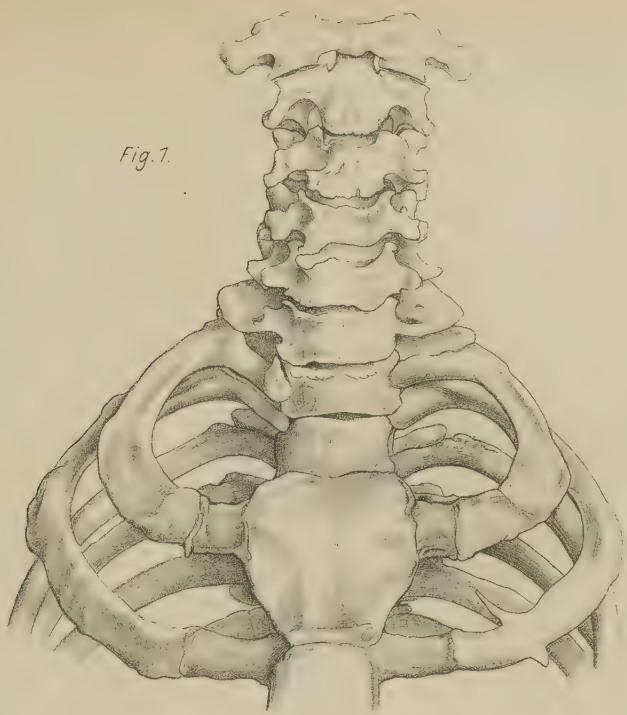
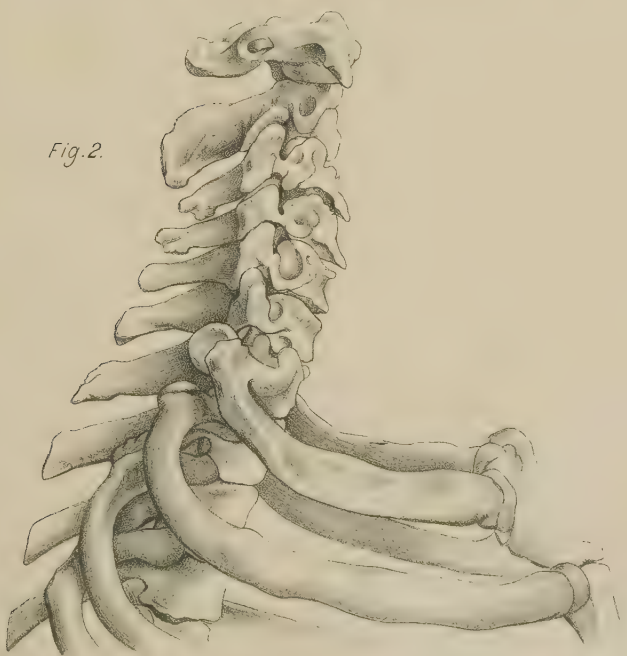


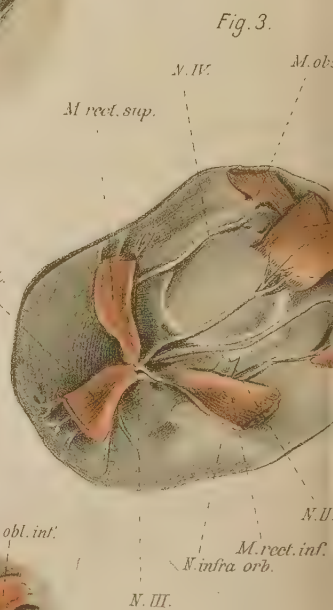
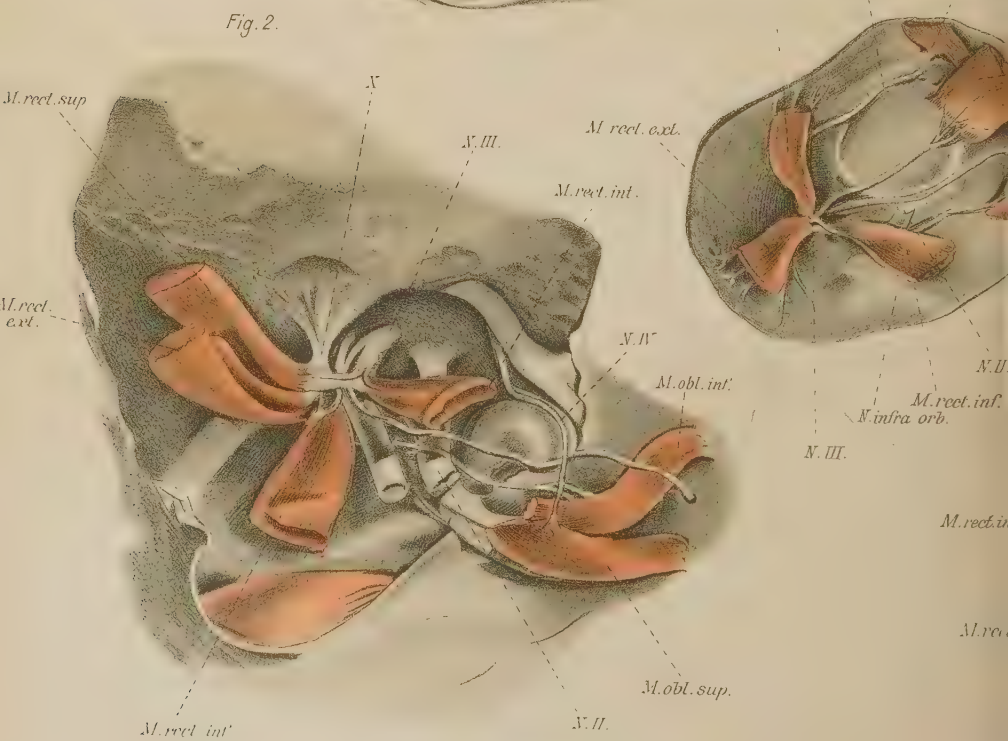
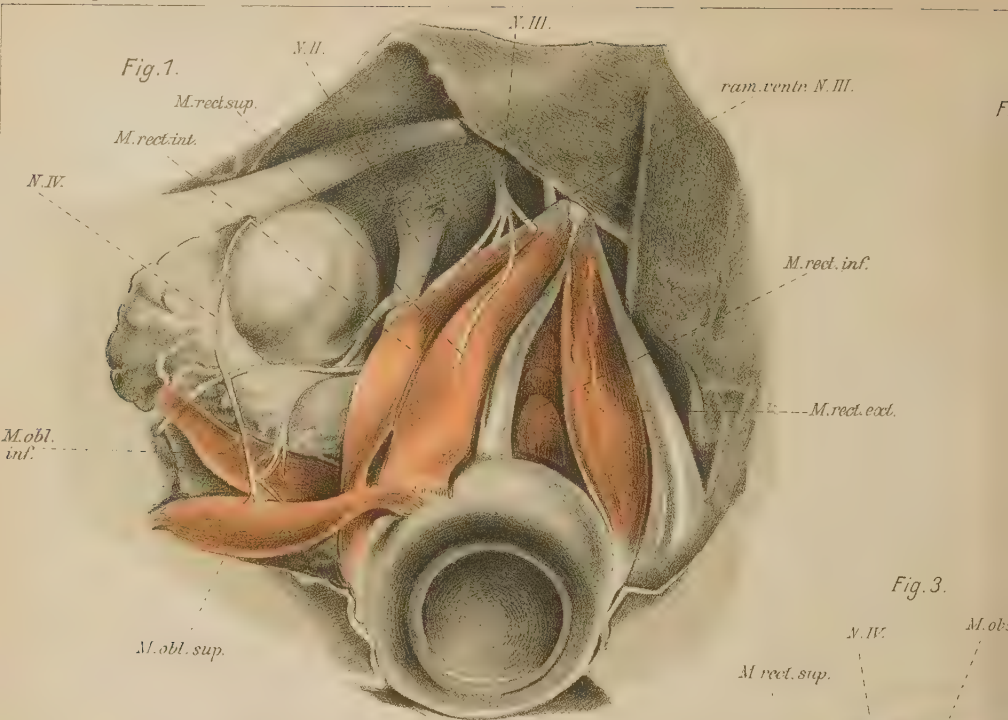
Fig. 2.











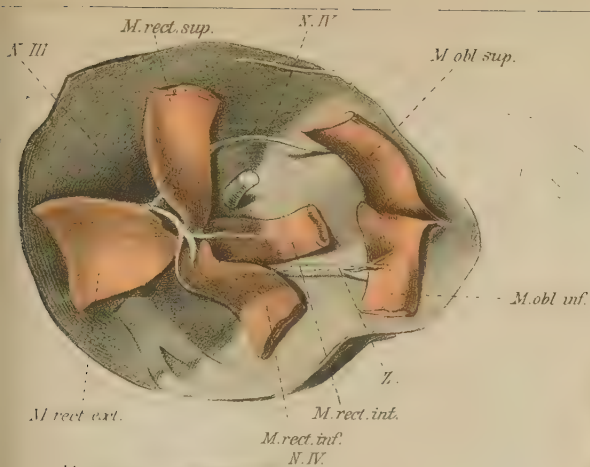


Fig. 5.

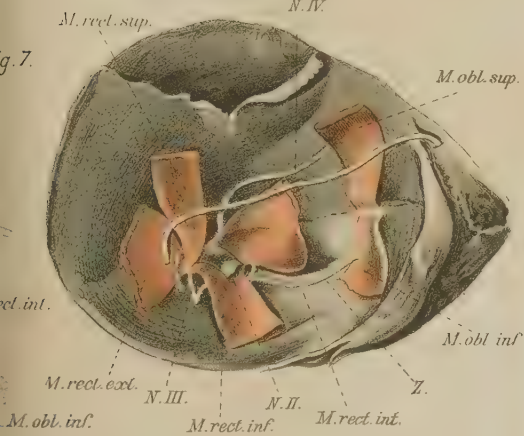
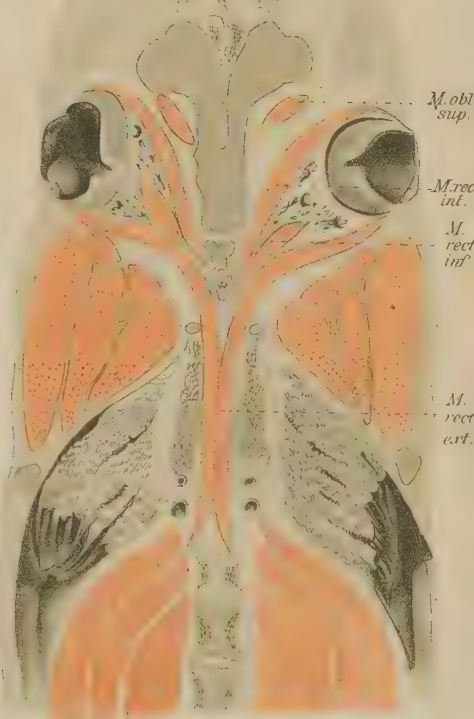
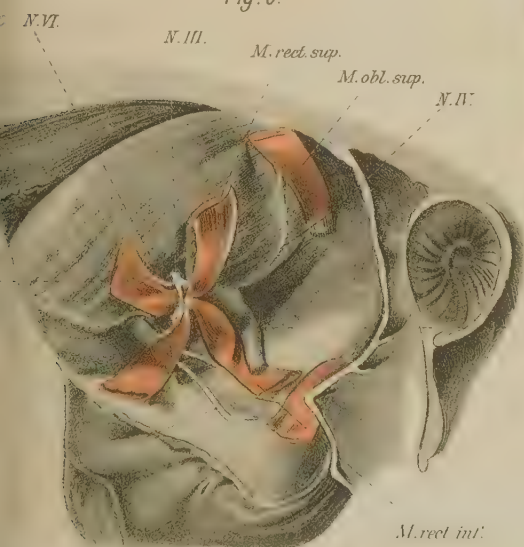


Fig. 6.



M. obl. inf.





Fig. 8.

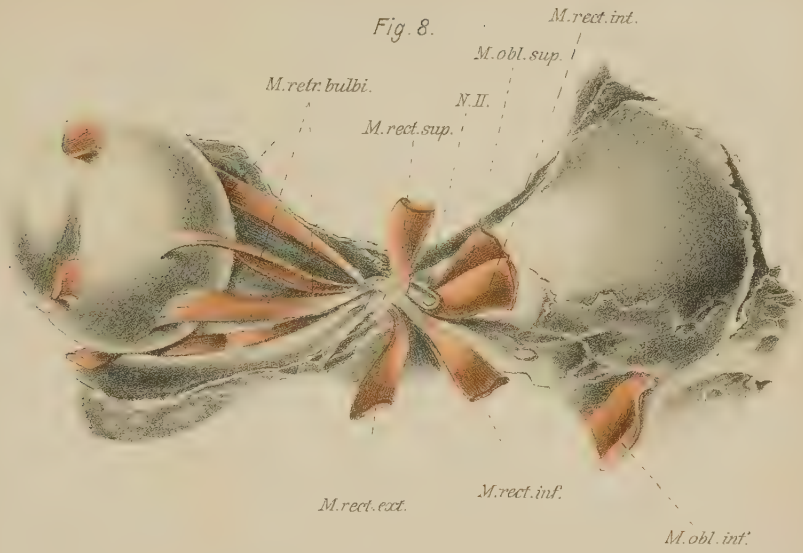


Fig. 9.

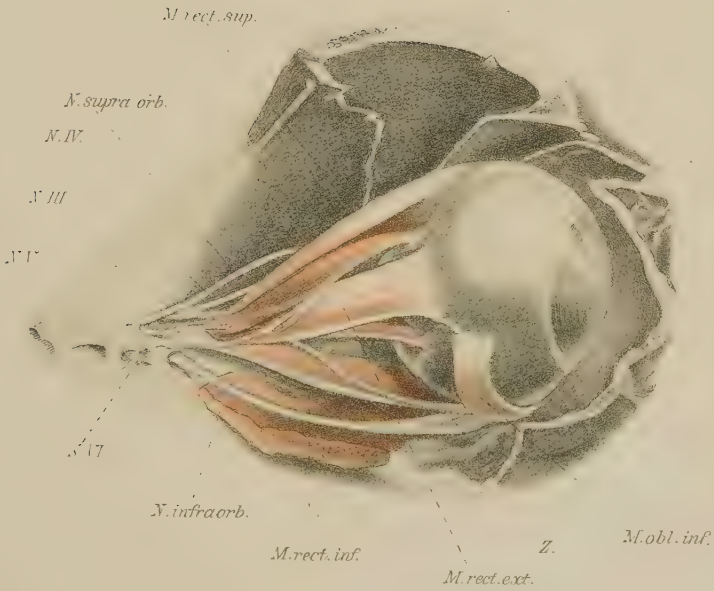


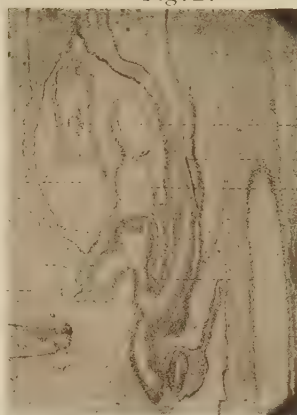


Fig. 1.



A.  
D.pc.p.  
Oe.  
S.v.  
Pc.H.

Fig. 2.



V.co.  
M.a  
G.Bl

Atr.  
Oe.  
S.v.  
V.Pl.  
D.ch.  
D.  
Ch.d.

Fig. 4.



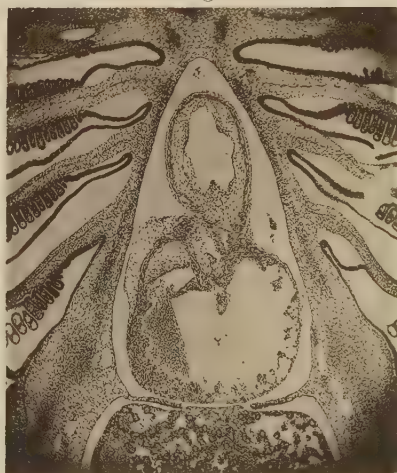
A.C.

Bu.co.

V.co.  
S.F.

L.

Fig. 5.



Bu.co.

V.co.

S.F.

L.

Fig. 7.



cr.L.g.

O.a.tu.

D.C.

O.a.tu.

Oe.W.

L.





# Die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei Vögeln.

Von

**Heinrich Engert,**

approb. Ärzte aus Kürnbach.

---

*Aus der Heidelberger anatomischen Anstalt.*

Direktor: Geh. Rath Prof. Dr. GEGENBAUR.

---

Mit Tafel VIII—X.

---

Die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei Vögeln und Säugethieren ist schon mehrfach Gegenstand der Untersuchung gewesen (PATERSON, KOLLMANN, KAESTNER, FISCHER), ohne jedoch zu einem Abschluss gelangt zu sein. Die Aufgabe, die sich die folgenden Blätter zu erfüllen bestreben, ist es desshalb: 1) die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur beim Hühnchen so weit zu verfolgen, bis dass über die Art, wie sie sich vollzieht, kein Zweifel mehr bestehen kann, 2) an der Hand der gewonnenen Befunde eine Kritik der bisherigen Veröffentlichungen zu liefern und 3) daran eine vergleichend-anatomische Betrachtung der Resultate anzuschließen.

Material. Zur Untersuchung kamen nur Präparate vom Hühnchen, die mit Chromessigsäure fixirt, in Alkohol gehärtet und mit alkoholischem Boraxkarmin gefärbt waren. Die Schnittdicke betrug gewöhnlich  $10\ \mu$ ; dagegen wurden für Orientirungsbilder, besonders für die Zeit nach dem vierten Tage der Bebrütung, Schnittdicken bis zu  $20\ \mu$  gewählt.

## Erster Theil.

## Die Entwicklung des Myotoms bis zur Auflösung seiner lateralen Lamelle (3.—5. Tag).

## 1. Befunde.

Hühnchen, 3 Tage alt. Gemäß der Beschränkung auf die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur, die ich mir bei der vorliegenden Untersuchung auferlegt habe, werde ich im Folgenden nur die Veränderungen an den Myotomen berücksichtigen, die zwischen der vorderen und hinteren Gliedmaße gelegen sind. Ich gehe dabei aus von dem Zustande des Myotoms am dritten Tage (Fig. 1 und 2). Um diese Zeit reicht es dorsal bis zur Höhe des Austritts der hinteren Wurzeln aus dem Rückenmarke, ventral bis zur Übergangsstelle der Somatopleura in die Splanchnopleura, und zieht fast gestreckt dorsoventralwärts. An ihm unterscheidet man eine laterale und eine mediale Lamelle, jene, weil sie hauptsächlich das Corium liefert, als Coriumblatt, diese, weil sie ausschließlich Muskulatur entwickelt, als Muskelblatt bezeichnet, und ihre Umbiegungsstellen in einander: die dorsale und ventrale Myotomkante. Das Muskelblatt ist an seiner dem Rückenmarke zugekehrten Seite scharf abgegrenzt, zeigt in der Mitte vier Schichten und lässt deutlich Muskelzellen mit rundem Querschnitt erkennen. Das Coriumblatt besteht aus einem drei- bis vierschichtigen Cyliinderepithel, dessen Zellen sich mit Karmin lebhafter gefärbt haben als die des Muskelblattes. Nach der dorsalen und ventralen Myotomkante zu wird das Coriumblatt dünner, lässt nur noch zwei bis drei Schichten unterscheiden und geht hier in das Muskelblatt über; mit anderen Worten: die dorsale und ventrale Myotomkante bestehen aus denselben cylindrischen Elementen wie das Coriumblatt. Im Übrigen sind aber beide Myotomlamellen durch eine scharfe Linie, häufig durch einen klaffenden Spalt, einen Überrest der Urwirbelhöhle, von einander getrennt.

Hühnchen,  $3\frac{1}{2}$  Tage alt (Fig. 3 und 4). Auf diesem Stadium ist das Myotom dorsal nicht merklich in die Höhe gerückt; dagegen hat es sich ventral eine kleine Strecke weit über die Splanchnopleura, der es unmittelbar anliegt, nach abwärts geschoben. Das Myotom zieht jetzt nicht mehr gestreckt dorsoventralwärts, sondern zeigt etwas unterhalb der Mitte eine Biegung, deren Konvexität nach dem Rückenmarke zu gerichtet ist und die der Seitenlinie entspricht. Diese Einwärtsbiegung kommt sowohl durch eine Vermehrung der

Schichtenzahl der Zellen des Muskelblattes, die bis auf fünf gehen kann, als auch durch eine wirkliche Einknickung zu Stande. Das wichtigste Ereignis dieses Stadiums ist jedoch der Anfang der Auflösung der lateralen Myotomlamelle zum Coriumblatt. Hier lösen sich die Zellen aus dem epithelialen Verband — in Folge dessen verschwindet die regelmäßige Schichtenfolge — und schieben sich lateralwärts gegen das Ektoderm, medialwärts gegen und zwischen das Muskelblatt vor. Dadurch wird hier in der Mitte die früher so scharfe Grenzlinie zwischen Coriumblatt und Muskelblatt verwischt und bleibt nur noch im dorsalen und ventralen Abschnitte des Myotoms deutlich.

Hühnchen, 4 Tage alt. Die dorsale Myotomkante hat die Höhe der dorsalen Kante des Rückenmarkes erreicht; die ventrale ist noch weiter längs der Somatopleura nach abwärts gewachsen. Dieser Vorgang ist eher für eine Verschiebung als für ein Wachstum zu halten, weil dadurch das Myotom auf dem Querschnitt im Ganzen schlanker und gestreckter geworden ist. Die Einwärtsknickung in der Gegend der Seitenlinie ist noch schärfer ausgeprägt als im vorhergehenden Stadium (Fig. 5, 6, 7). Das Muskelblatt ist nach dem Rückenmarke zu durch eine scharfe Linie, an einzelnen Stellen durch einen breiten Spalt abgegrenzt. Diese Linie legt sich in dem Bereiche der ventralen Myotomkante der Somatopleura unmittelbar an, kann jedoch auch jetzt noch davon unterschieden werden, da sich an der ventralen Kante, eben so wie an der dorsalen, die Cylinder-epithelschicht erhalten hat. Die laterale Grenze des Muskelblattes gegen das Coriumblatt ist durch dessen Auflösung etwas undeutlicher geworden; immerhin kann sie aus der dichteren Anordnung der Zellen und deren mehr rundlichem Querschnitt mit genügender Sicherheit bestimmt werden. Das Coriumblatt ist vollständig bis auf die dorsale und ventrale Myotomkante, wo sich die Kuppen mit ihrem zwei- bis dreischichtigen Cylinderepithel noch erhalten haben, zu Bindegewebe aufgelöst. Diesen langen Bestand der Epithelschicht an der dorsalen und ventralen Myotomkante hat man in dem Sinne zu deuten, dass sich hier Vegetationspunkte für das Muskelblatt vorfinden. Das aus dem Coriumblatt hervorgegangene Bindegewebe kann jetzt ventral, wo es sich mit dem aus der Somatopleura, und dorsal, wo es sich mit dem aus dem Sklerotom hervorgegangenen Bindegewebe vereinigt, von diesem Bindegewebe anderer Herkunft nicht mehr unterschieden werden. Die Frage KAESTNER's, ob sich nicht Zellen der Somatopleura dem Coriumbindegewebe beimischen,



mit anderen Worten, ob nicht das Corium doppelter Herkunft sei, lässt sich also nicht entscheiden, so unwahrscheinlich sie aus später zu erörternden Gründen ist. Eine Betheiligung des Coriumblattes an der Muskelzellenbildung lässt sich nicht nachweisen, weder in der Weise wie KAESTNER angiebt, dass die Zellen des Coriumblattes zwischen die des Muskelblattes eindringen — was beobachtet werden kann — und sich zu Muskelbildungszellen umwandelten, was ich nicht nachweisen konnte, noch in der Weise, wie KOLLMANN angiebt, dass sich das Coriumblatt als schmaler Streif erhielt, sich in die Bauchwand vorschöbe und den ventralen Seitenrumpfmuskel bildete. Bis zu diesem Stadium sind an der Bildung der ventralen Myotomkante beide Myotomlamellen in gleicher Weise betheiligt.

Hühnchen, 5 Tage alt (Fig. 8, 9, 10). In diesem Stadium ist das Myotom noch weiter, im Thorakaltheil mehr, etwa zwei Drittel der Leibeswand, im Lumbaltheil weniger ventralwärts herabgewachsen. Seine allgemeine Form ist noch dieselbe wie auf den letztbeschriebenen Schnitten; jedoch ist es, besonders im ventralen Abschnitt, breiter und massiger und dadurch der Knick in der Höhe der Seitenlinie sehr auffallend geworden. An der dorsalen und ventralen Myotomkante hat sich jener Rest der Cylinderepithelschicht, die in ihrem Bau mit dem Coriumblatt übereinstimmte, vollkommen aufgelöst und ist verschwunden; trotzdem sind die dorsale und ventrale, eben so wie die laterale Grenze des Muskelblattes vermöge der kompakteren Anordnung und der desshalb intensiveren Färbung klar zu erkennen. Die Anlage der einzelnen zukünftigen Muskeln, die sich aus dem ventralen Myotomabschnitt sondern werden, ist noch nicht festzustellen. Es ist dies auch dasjenige Stadium, wo sich das Corium als dichtere Zelllage unter der Epidermis durch ihre lebhaftere Färbung zum ersten Male von dem übrigen Bindegewebe abhebt. Seine untere Grenze reicht etwas weiter herab als die ventrale Kante des Muskelblattes. In eben so großer Ausdehnung hat sich auch die Epidermis umgestaltet. Während sie vorher aus zwei Schichten, einer oberflächlichen aus platten und einer tieferen aus in großen Abständen angeordneten kubischen Zellen bestand, sind jetzt die kubischen Zellen, über die eine einfache Lage platter Zellen nach wie vor unverändert hinwegzieht, dichter zusammengedrückt, höher geworden und stellenweise in zwei Reihen aufgestellt. In ähnlicher Weise haben die Zellen der Somatopleura, so weit das Muskelblatt herabgewachsen ist, kubische Form angenommen.

## 2. Litteraturübersicht.

So weit, d. h. bis zum fünften Tage, reichen im Allgemeinen die in der Litteratur vorhandenen Angaben über die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur beim Hühnchen. Alle Beobachter stimmen darin überein, dass die mediale Lamelle Muskeln bilde, und bezeichnen sie darum, wie erwähnt, zum Theil als Muskelblatt. Von der lateralen Myotomlamelle wird auch übereinstimmend angegeben, dass sie zur Grundlage des Coriums wird, und ihr darum der Name Coriumblatt beigelegt. Strittig ist nur, ob das Coriumblatt ausschließlich Bindegewebe hervorbringt und das Muskelblatt den ganzen Seitenrumpfmuskel. — Ich bespreche zuerst das Schicksal des Corium-, dann das des Muskelblattes, wobei ich nur die zwischen den Gliedmaßen gelegenen Myotome berücksichtige.

So weit ich in Erfahrung bringen konnte, ist der Vorgang der Auflösung des Coriumblattes zu Bindegewebe beim Hühnchen zuerst von KÖLLIKER beobachtet worden. RABL bestätigte dann KÖLLIKER's Befund und beschrieb ihn zugleich mit klassischer Kürze folgendermaßen: »Die Cutislamelle fällt der Auflösung und damit der Umbildung in Bindegewebe anheim. Die Auflösung geht bei allen Amnioten in wesentlich derselben Weise vor sich; stets beginnt sie etwas unter der Mitte der Lamelle. Die Zellen verlieren den epithelialen Verband und ihre Kerne zeigen sehr häufig Theilungsfiguren mit senkrecht zum Ektoderm und zur Muskellamelle gerichteter Achse. Von hier schreitet die Auflösung nach unten und oben weiter fort. Am längsten bleibt die Cutislamelle am oberen Ende erhalten, wo sie wie eine Kappe der dorsalen Kante der Muskellamelle aufsitzt.«

Nicht berührt wurde von KÖLLIKER und RABL die Möglichkeit, ob nicht das Coriumblatt auch noch zur Erzeugung von Muskelzellen beitrage, die sich dem Muskelblatte beimischen. Erst PATERSON regte diese Frage an und ließ sie unentschieden. Die Zusammenfassung seiner Resultate bezüglich des Coriumblattes lautet: »In beiden Gegenden (d. h. des Stammes und der Gliedmaßen) vollzieht sich das Wachsthum und die Differenzirung der Theile der Muskelplatten in gleicher Weise. Das äußere Blatt (Coriumblatt) verschwindet allmählich; das innere Blatt der Platte (Muskelblatt) wandelt sich in Längsfasern um. Das Verschwinden des äußeren Blattes (Coriumblattes) beruht möglicherweise auf der Umwandlung der Zellen in Längsfasern, die sich mit solchen des inneren Blattes (Muskelblattes) mischen; aber dies ist nicht sicher.«

Entschieden im Sinne einer Umwandlung eines Theiles des Coriumblattes zu Muskulatur spricht sich KAESTNER aus. Er sagt von dem sich auflösenden Theil der lateralen Myotomlamelle: »Bei Vögeln differenziren sich die Epithelzellen, welche die laterale Myotomlamelle bilden, in zwei Gruppen; die eine wandert medial aus und wird zu Muskulatur, die den primären Seitenmuskel verstärkt, jedoch ohne eine Muskelschicht für sich zu bilden; die andere bleibt zwischen Muskelschicht und Ektoderm liegen und vermischt sich mit zelligen Elementen, die zum Theil ein Produkt der Somatopleura von ventral her in den Zwischenraum zwischen Myotom und Ektoderm hineinwachsen.« Nach KAESTNER ist also »die Grundlage der Cutis aus zweierlei Elementen zusammengesetzt; solchen, die an Ort und Stelle aus der lateralen Myotomlamelle entstanden sind, und solchen, die sich von ventral heraufwachsend mit ihnen mischen«. Was den ersten Theil dieser Beschreibung KAESTNER's bezüglich der doppelten Herkunft der Elemente der inneren muskelbildenden Schicht anbelangt, so ist an der richtigen Beobachtung nicht zu zweifeln. Ich selbst habe ein entsprechendes Stadium (Fig. 4) abgebildet. Dass aber die in das Muskelblatt eindringenden Zellen der lateralen Myotomlamelle Muskelbildungszellen sind, davon konnte ich mich weder an KAESTNER's Abbildungen noch an meinen Präparaten überzeugen. Wenn die laterale Lamelle ein Bindegewebsblatt ist, in so fern sie dermales Bindegewebe liefert — hierin ist man doch einig — so kann ich nicht einsehen, warum eben dieselben Zellen, wie die, die lateral auswandern, wo wir sie verfolgen können, desshalb weil sie medial auswandern, wo Muskelzellen liegen, zwischen denen sie ohne besonderes Färbeverfahren nicht verfolgt werden können, nun Muskelbildungszellen abgeben müssten. Außerdem sprechen gegen diese Annahme auch vergleichend-anatomische Gründe. Denn einerseits ist bei *Siredon pisciformis* durch MAURER nachgewiesen, dass das Coriumblatt äußeres und inneres Perimysium liefert; andererseits ist von keiner Wirbelthierklasse ein ähnliches Verhalten des Coriumblattes bekannt, wie es KAESTNER von Vögeln angiebt. Im Gegentheil betonen RABL von Selachiern und MAURER bei Amphibien und Reptilien stets, dass sich die laterale Lamelle vollständig zu Coriumgewebe auflöst. In Beziehung auf den zweiten Theil obiger Beschreibung KAESTNER's, betreffend die doppelte Herkunft der Coriumelemente, schließe ich mich FISCHEL an, der schon die scharfe Abgrenzung der Zellen der Somatopleura und des dermalen Bindegewebes am

dritten und die Unmöglichkeit, beide Zellarten am vierten Tage aus einander zu halten, hervorhebt.

Noch mehr als KAESTNER nimmt KOLLMANN das Coriumblatt für die Muskelbildung in Anspruch. »Nach seiner Ansicht« — er hat die Entwicklung des Myotoms beim Menschen untersucht — »kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die Spindelzellen der Lederhaut der äußeren Lamelle des Myotoms entstammen.« »Diese äußere Lamelle liefere aber, wenigstens bei den von ihm untersuchten Thieren, der Eidechse, der Ente, dem Maulwurf und dem Menschen bedeutend mehr, nämlich auch noch Skelettmuskeln, und zwar . . . im Bereiche des Rumpfes die ventrale Hälfte des Seitenrumpfmuskels, indem sie als breites Band in die Bauchplatten hineinwächst.« »Die innere Lamelle liefere den dorsalen Theil des Seitenrumpfmuskels.« »Die äußere Lamelle verdünne sich, so weit sie der inneren anliege, auffallend«, bleibe jedoch als eine dünne Lage bestehen. Nun sind aber alle Autoren darin einig, dass sich die laterale Lamelle vollständig auflöst, sei es zu Bindegewebs-, sei es zu Muskelbildungszellen. Ein streifenförmiges Einwachsen derselben in die Bauchwand ist also vollständig ausgeschlossen. Es hat dies schon FISCHEL gegen KOLLMANN geltend gemacht.

Bezüglich des Schicksals des Muskelblattes könnte man eigentlich sagen, es herrsche hierüber vollkommene Einhelligkeit, wenn nicht neuerdings KOLLMANN und später FISCHEL in dieser Frage einen von allen anderen Untersuchern dieses Gegenstandes ganz abweichenden Standpunkt eingenommen hätten. Während schon KÖLLIKER in der zweiten Auflage seines Grundrisses ein ins Einzelne gehendes und nicht allein auf Deduktion beruhendes Verzeichnis der Muskeln giebt, die die embryonalen Muskelplatten zum Vorläufer haben (Muskelplatte ist in diesem Zusammenhange identisch mit innerer Lage derselben, da wir ja gesehen haben, dass sich nach KÖLLIKER die äußere Lage zu Coriumgewebe vollständig auflöst), während nach RABL die Muskellamelle die gesamte Seitenrumpfmuskelmasse liefert und auch nach KAESTNER mit dem erwähnten Vorbehalt aus der inneren Lamelle in der Hauptsache sein primärer Seitenmuskel hervorgeht, kommt KOLLMANN beim Menschen zu dem Schlusse, dass das Muskelblatt nur die dorsale Hälfte der Rumpfmuskulatur bilde, indessen die ventrale Hälfte von der lateralen Myotomlamelle gebildet werde. Diese Annahme, für deren Begründung ich beim Hühnchen keinen Anhaltspunkt entdecken konnte, muss unbedingt fallen, sobald feststeht, und ich glaube, es steht fest,



dass sich die laterale Lamelle zu Bindegewebe auflöst. Wie mir scheint, ist KOLLMANN dadurch zu seiner irrigen Ansicht gekommen, dass er bei der Bearbeitung des Problems seine Aufmerksamkeit hauptsächlich auf die Entwicklung der Gliedmaßenmuskulatur richtete — er giebt nur Querschnitte durch die Gegend der Gliedmaßen — und dann irrtümlicherweise seine Befunde von der Entwicklung der Gliedmaßen auf die der Rumpfmuskulatur übertrug.

FISCHEL, der Entenembryonen untersuchte, macht überhaupt keine Angaben über das spätere Schicksal des Muskelblattes. Nach ihm »findet bei Vögeln und Säugethieren ein diffuser Austritt von Zellen aus der ganzen ventralen Myotomkante statt, dieselben mischen sich mit Zellen der Somatopleura und in diesem Gemisch von Zellen der Somatopleura und Zellen, die den Myotomkanten entstammen, entwickelt sich die ventrale Rumpfmuskulatur«. »Bei Vögeln und Säugethieren giebt es überhaupt gar keine Muskelknospen.« Soll mit diesen Worten betont werden, dass sich die Epithelschicht der ventralen Myotomkante auflöst, so bin auch ich damit einverstanden. Wenn jedoch der Hauptnachdruck darauf gelegt wird, dass sich die ventrale Rumpfmuskulatur aus den von der epithelialen Myotomkante losgelösten Zellen und völlig getrennt vom Myotom entwickle, so muss ich dieser Ansicht entschieden widersprechen. Denn die ventrale Muskulatur entwickelt sich unzweifelhaft durch ventrales Auswachsen des Muskelblattes und nie ist der Zusammenhang zwischen ventralem und dorsalem Seitenrumpfmuskel unterbrochen, wie es sich FISCHEL anscheinend für den fünften Entwicklungstag der Ente denkt, oder ist ein Gemisch von Zellen vorhanden, in dem erst später das Muskelbildungsmaterial deutlich würde. Im Gegentheil, stets ist das Muskelblatt scharf begrenzt. Hiervon haben mich meine Präparate und die Vergleichung der in der Litteratur vorhandenen Abbildungen von Embryonen dieses Stadiums vollkommen überzeugt. Denn die Abbildungen KÖLLIKER's für den 4. Tag (Grundriss Fig. 58), PATERSON's für den 4. und 5. Tag (Taf. VIII Fig. 11 und 13), KAESTNER's für den 5. Tag (Suppl. Taf. II Fig. 9) und REMAK's für den 5. und 6. Tag (Taf. V Fig. 66 und 69) zeigen eine so wunderbare Übereinstimmung, dass nicht daran gezweifelt werden kann, dass das Muskelblatt den gesamten Seitenrumpfmuskel durch ventrales Auswachsen liefert. Es muss diesen Forschern um so mehr Beweiskraft zuerkannt werden, als sie alle, mit Ausnahme REMAK's, das Coriumblatt vom Muskelblatt unterscheiden und von jenem mit Ausnahme KAESTNER's angeben, dass es sich zu Bindegewebe auflöst.

### 3. Zusammenfassung.

Am Myotom sind laterale und mediale Lamelle (Corium- und Muskelblatt), dorsale und ventrale Kante zu unterscheiden. Coriumblatt, dorsale und ventrale Kante sind in gleicher Weise gebaut (mehrschichtiges Cylinderepithel) und lösen sich zu Bindegewebe auf, das zum Coriumgewebe und zum Perimysium wird. Die Auflösung beginnt in der Mitte des Coriumblattes und schreitet ventral- und dorsalwärts fort, wo sich die Epithelschicht am längsten erhält. Dieser lange Bestand an der dorsalen und ventralen Kante ist wohl im Sinne einer Wucherungszone zu deuten. Eine sekundäre laterale Myotomlamelle, die von diesen Kanten ausgeht, wie dies bei Amphibien und Reptilien der Fall ist, entwickelt sich bei Vögeln nicht, sondern das aus der dorsalen und ventralen Myotomkante hervorgehende Material legt sich so dicht der medialen Lamelle an, dass es nicht als selbständige Lage unterschieden werden kann. Es ist also bei Vögeln in so fern ein Fortschritt gegenüber Amphibien und Reptilien zu verzeichnen, als sich die Rumpfmuskulatur nicht mehr in zwei Lamellen, einer primären medialen und einer sekundären lateralen, sondern als einheitliches Blastem anlegt und sich hieraus durch Delamination die einzelnen Muskeln entwickeln.

Die mediale Lamelle entwickelt allein Muskulatur, dorsal von der Seitenlinie den dorsalen, ventral davon durch Einwachsen in die Bauchwand den ventralen Seitenrumpfmuskel. Dieser ventrale in die Bauchwand einwachsende Myotomabschnitt entspricht dem ventralen Myotomfortsatz der Amphibien und Reptilien, wenngleich er keine epitheliale Überkleidung besitzt.

### Zweiter Theil.

#### Die Sonderung des einheitlichen Muskelblattes in die bleibenden Schichten (5.—8. Tag).

##### Vorbemerkung.

Die ventrale Rumpfmuskulatur besteht bei Vögeln aus drei Schichten<sup>1</sup>:

- 1) dem *Musculus obliquus thoracoabdominalis externus*. Dieser

<sup>1</sup> Die folgenden Angaben, z. Th. nach BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs (Abtheilung Vögel von SELENKA und GADOW), beziehen sich nur auf das Huhn.

Muskel entspringt von den Hackenfortsätzen der sechs unteren Rippen, von Os ilei und Os pubis. Seine Fasern laufen schräg abwärts und bilden einen am ventralen seitlichen Rumpfabschnitt gelegenen platten Muskel, der nach Übergang in eine dünne Aponeurose am Seitenrande des Sternums und an der Linea alba inserirt.

2) dem *M. obliquus abdominis internus*. Dieser entspringt von Os ilei und Os pubis und inserirt mit seinen schräg aufsteigenden Fasern an der letzten Rippe. Eine dorsal gelegene Portion desselben stellt den *M. quadratus lumborum* dar. — In der Thorakalregion ist der *Obliquus abdominis internus* in Folge seiner Beziehungen zu Rippen in zwei Lagen gesondert: in die *Intercostales externi*, von denen sich die *Levatores costarum* abgegliedert haben, und in die *Intercostales interni*, die im Bereiche der Sternalrippen als *Mm. interappendiculares* bezeichnet werden. — Derselben Schicht gehört auch der *M. rectus abdominalis* an, der am ventralen Rande des *Obliquus internus* liegt. Er entspringt von der letzten Sternalrippe und vom Sternum; seine gerade abwärts verlaufenden Fasern inseriren am Os pubis.

3) dem *M. transversus thoracoabdominalis*. Dieser entspringt von den *Ossa pubis et ilei* und den drei untersten Rippen. Seine Fasern verlaufen quer und inseriren an der Linea alba und am Seitenrande des Brustbeins.

### 1. Befunde.

Ventralwärts ist das Myotom in diesem Stadium ( $5\frac{1}{2}$  Tage) noch nicht viel weiter gewachsen; dagegen haben sich daran wichtige Veränderungen vollzogen, die jedoch nicht in allen Regionen des Körpers gleich weit vorgeschritten sind, wesshalb ich mit der Schilderung der Abdominalregion beginne. Hier, im Bereich der hinteren Lendenregion, reiht sich der Zustand des Myotoms vollkommen an den Zustand vom 5. Tage. Denn das Myotom hat hier noch durchaus dieselbe Form, wie beim Embryo von 5 Tagen noch längs des ganzen Rumpfes (Fig. 11). In der vorderen Lendenregion hat sich der *Obliquus externus thoracoabdominalis* vom Myotom abgespalten. Anfangs steht er noch in Verbindung mit der ventralen Myotomspitze und bildet eine einfache Muskellage am ventrolateralen Abschnitte des Myotoms (Fig. 12). In der Thorakalregion endlich trennt sich diese Muskellage in zwei Abschnitte, einen ventralen, wo sich ein Vegetationspunkt befindet und wo in Folge dessen die Muskelfasern am wenigsten, und einen dorsalen, den *Obliquus externus*, wo die Muskelelemente am weitesten ausgebildet

sind. So kommt es, dass der *Obliquus externus* mit seinem ventralen Ende das dorsale der Myotomspitze bedeckt. Man könnte versucht sein, die ventrale Myotomspitze für die Anlage des *Rectus* zu halten. Aber abgesehen davon, dass ihr Zellenmaterial viel zu massig ist für den *Rectus* im Verhältnis zu dem der anderen Muskeln, lässt sich auch noch beim Hühnchen vom 8. Tage nachweisen, dass nur relativ wenig ihres Materials für den Aufbau des *Rectus* verwandt wird; sie dient vielmehr dazu, alle Muskeln gleichmäßig mit Material zu versorgen und nimmt deshalb an Umfang ab, je mehr die Entwicklung vorrückt. Das ganze übrige Myotom lässt sowohl dorsal als auch ventral von der Seitenlinie noch keine Schichten unterscheiden. In der Bauchgegend hängen also *Obliquus abdominis internus* und *Transversus abdominis*, in der Brustgegend dieser (so weit er vorhanden) und die Zwischenrippenmuskeln noch vollständig zusammen (Fig. 12 und 13). Obgleich die Rippen schon auf dem vorigen Stadium (5 Tage) als Vorknorpelgewebe angedeutet waren und auf diesem leicht als Knorpelstäbe zu erkennen sind, so habe ich doch keine Abbildungen davon gegeben, weil es mir der Vergleichung halber räthlicher schien, stets Schnitte durch die Mitte des Myotoms zu wählen, wobei die Nervenbahn als Anhaltspunkt diene.

Hühnchen, 6 Tage alt. Ganz derselbe Befund, wie beim Hühnchen von  $5\frac{1}{2}$  Tagen, lässt sich durch die Vergleichung des Zustandes der einzelnen Myotome am 6. Tage erheben mit dem einzigen Unterschiede, dass die weiter caudalwärts gelegenen Myotome jetzt Zustände darbieten, wie die weiter cranialwärts gelegenen Myotome des letzten Stadiums. In der vorderen Lendenregion und in der hinteren Thorakalregion hat sich der *Obliquus externus* dorsal- und ventralwärts ausgedehnt, so dass die ventrale Myotomspitze und der vorerst noch als *Obliquus internus* zu bezeichnende Muskel in einer Schicht liegen und vom *Obliquus externus* eine Strecke weit bedeckt werden. In diesem Stadium erscheint, der Somatopleura aufliegend, auch der *Transversus*. Dorsal wird er vom Myotom durch den Ramus anterior des Spinalnerven abgedrängt, während er ventral in der hinteren Lendengegend noch damit zusammenhängt, in der vorderen Bauch- und in der Brustgegend davon abgespalten ist. Dabei fällt ihm eine weiter dorsal und medial gelegene Vegetationsspitze zu, während für den *Obliquus internus* und *externus* die ventral und lateral gelegene Vegetationsspitze Bildungsmaterial liefert (Fig. 14 und 15). Zwischen *Obliquus externus* lateral, *Transversus* medial und ventrale Vegetationsspitze schiebt sich dorsal das noch ungesonderte Myotom ein.



Ventral von der Seitenlinie werden sich daraus im Bauchbereich (Fig. 14) der *Obliquus internus*, im Brustbereich (Fig. 15) die *Mm. intercostales* entwickeln. Ich füge noch hinzu, dass jetzt an der dorsalen Myotomkante die langen Rückenmuskeln sich abzugliedern beginnen.

Hühnchen, 7 Tage alt. Dieses Stadium ist für die Differenzirung des Myotoms in einzelne Schichten sehr lehrreich, weil es die Mitte hält zwischen vollkommen fertiger Schichtenbildung und dem ganz einfachen Zustande. Der *Obliquus externus* hat sich wenig verändert; er ist dorsalwärts nur weiter in die Höhe gewachsen. Auch vom *Transversus* ist keine Veränderung zu berichten; er findet sich natürlich nur in der Bauch- und unteren Brustgegend, unten mächtig, oben nur dünn und zart. Dagegen hat sich die ventrale Myotomspitze, so weit sie vom *Obliquus externus* bedeckt wird, dorsalwärts in eine scharfe Spitze ausgezogen, die mit dem *Obliquus internus* kontinuierlich zusammenhängt. Sie hat also Beziehungen zu beiden Muskeln und auch die Vegetationsspitze des *Transversus* geht in sie über. Auch die *Intercostales* haben sich jetzt in *externi* und *interni* gesondert. Wie die Figuren 16, 17, 18 beweisen sollen, sind also *Intercostales externi* + *interni* homolog dem *Obliquus abdominis internus*. Dies lehrt zwar schon die anatomische Betrachtung am ausgebildeten Thiere, wo sich der *Obliquus externus* über die ganze Seitenwand des Rumpfes ausdehnt, also auch über den Thorax; trotzdem wird aber fast allgemein der *Intercostalis externus* dem *Obliquus thoracoabdominalis externus* der Faserichtung wegen gleichgestellt.

Hühnchen, 8 Tage alt. Die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur ist in so fern nicht mehr weit vom endgültigen Verhalten entfernt, als alle Muskeln vollständig angelegt sind, ihr gegenseitiges Lageverhältnis eingenommen und nur ventral noch nicht die Medianlinie erreicht haben. Auf diesem Stadium sind zum ersten Male in der ventralen Vegetationsspitze ausgebildete Muskelfasern zu erkennen. Sie stellen den *Rectus* dar und finden sich in dem dorsalwärts ausgezogenen Fortsatz, so weit dieser unter dem *Obliquus externus* liegt. Die ventrale Vegetationsspitze dient also nur mit einem kleineren mittleren Theil zum Aufbau des *Rectus*, lateral und medial liefert sie noch die ventralen Enden des *Obliquus externus* und *Transversus* (Fig. 19—23). Wir haben also darin eine entwicklungsgeschichtliche Erklärung, wieso es kommt, dass der *Rectus* von den Sehnen des *Transversus* und *Obliquus externus* eingeschlossen wird, wenn sich

auch bei den Vögeln eine eigentliche Rectusscheide nicht bildet. Auch für den Bau des *Obliquus externus* liefert die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung eine Erklärung. Dieser Muskel entsteht am ventro-lateralen Theile des Myotoms, nur hier entwickelt er Fleischfasern. Seinen Ursprung am Becken erreicht er erst durch dorsales Auswachsen; darum bleibt er dort sehnig. Noch zu erwähnen ist, dass sich von den *Intercostales externi* die *Levatores costarum* abgegliedert haben. Hyposkeletale Muskeln entstehen in dem Bereiche, wo ich die Entwicklung untersucht habe, bei Vögeln bekanntlich nicht.

## 2. Litteraturübersicht.

Auf specielle Untersuchungen gegründete Angaben über die Differenzirung des Myotoms in die einzelnen Schichten liegen in der Litteratur nicht vor. Dagegen sind von den Autoren, die die Entwicklung des Myotoms in früheren Stadien untersucht haben, mehr oder minder deutliche Vermuthungen darüber ausgesprochen worden, in welcher Weise die einzelnen Muskeln ihr Baumaterial von dem Myotom beziehen werden. Darüber, dass der dorsal von der Seitenlinie gelegene Abschnitt zum dorsalen Seitenrumpfmuskel wird, ist man einig; ob aber alle ventral von der Seitenlinie gelegenen Skeletmuskeln aus dem ventralen Myotomabschnitt stammen, darüber gehen die Meinungen aus einander. So sagt PATERSON: »Die Muskelplatten wachsen abwärts in die Bauchwand und werden schließlich in die Längsmuskeln des Stammes umgewandelt. Sie scheinen indessen nicht zur Bildung der subvertebralen (hyposkeletalen) Muskeln beizutragen.« Da bei PATERSON der Ausdruck »Längsmuskeln (*longitudinal muscles*)« mehrfach wiederkehrt, so scheint ein gewisser Nachdruck darauf zu liegen und dadurch ein Gegensatz zu dem queren Bauchmuskel, dem *Transversus*, angenommen zu werden. Ich glaube durch meine Untersuchung ist deutlich geworden, dass ein solcher Gegensatz nicht besteht, dass vielmehr alle Stammesmuskeln sich aus dem Myotom entwickeln. Dies gilt auch für die subvertebralen. Da jedoch beim Huhn in der Rumpfregeion, wo ich die Entwicklung verfolgt habe, keine subvertebralen Muskeln vorkommen, so kann ich mir darüber kein Urtheil erlauben. Durch MAURER ist indessen bei Reptilien nachgewiesen, dass sie dem ventralen Seitenrumpfmuskelabschnitte zugehören. Ich kann daher auch nicht KÖLLIKER Recht geben, wenn er »vom Standpunkte der Entwicklungsgeschichte« folgende Eintheilung »der Stammesmuskeln oder Muskeln, die aus

den Urwirbeln hervorgehen und zum Theil Primitivorgane, die embryonalen Muskelplatten, als Vorläufer haben«, vorschlägt.

#### Stammuskeln.

- 1) Eigentliche Stammuskeln oder vertebrale Muskeln, die an der Achse ihre Lage haben:
  - a. die dorsalen vertebrealen Muskeln (tiefe Rückenmuskeln, *Levatores costarum?*),
  - b. die ventralen vertebrealen Muskeln (*Longus colli*, *Recti antici*).
- 2) Viscerale Muskeln, die vom Stamme aus in die seitliche Leibeswand sich hineinbilden (viscerale Thorax- und Bauchmuskeln).

Diese Eintheilung ist aus schon erörterten Gründen unrichtig da sie die subvertebralen Muskeln zu den eigentlichen Stammuskeln stellt. Sie muss folgendermaßen ausgestaltet werden:

#### Stammuskeln.

- 1) Dorsale Seitenrumpfmuskelmasse (*Splenius*, *Sacrospinalis*, *Semispinalis* etc.).
- 2) Ventrale Seitenrumpfmuskelmasse:
  - a. Muskeln der Bauchwand (*Obliq. ext.*, *Obliq. abd. int.*, *Intercostales*, *Levatores costarum*, *Transversus*, *Rectus*),
  - b. subvertebrale Muskeln (*Recti antici*, *Longus colli et capitis*).

Diese Eintheilung stimmt denn auch mit derjenigen überein, die GEGENBAUR in seinem Lehrbuch der Anatomie des Menschen giebt und der auch KOLLMANN in seiner Entwicklungsgeschichte bei Besprechung der Entwicklung der Stammmuskulatur folgt. Ich hätte darum auch gar nicht mehr auf KÖLLIKER zurückgegriffen, wenn ich mir nicht vergegenwärtigt hätte, dass beide Eintheilungen, obgleich sie sich mit der obigen Änderung inhaltlich decken, auf ganz verschiedene Weise gewonnen sind. Die GEGENBAUR'sche Eintheilung ruht auf dem Satze, dass der Nerv das Endorgan des Muskels ist, und ist ein Ergebnis der beschreibenden und vergleichenden Anatomie, während die von KÖLLIKER versuchte eine entwicklungsgeschichtliche sein sollte. Dass beide Eintheilungen sich decken, kann nicht Wunder nehmen; es ist ja eben die Folge des Gesetzes, wonach Nerv und Muskel eine Einheit bilden.

### 3. Zusammenfassung.

Dass aus dem dorsal von der Seitenlinie gelegenen Myotomabschnitt die dorsale Stammesmuskulatur hervorgeht, ist allgemein anerkannt. Der unterhalb der Seitenlinie gelegene Myotomabschnitt wächst ventralwärts herab und liefert das Material für den Aufbau der ventralen Rumpfmuskulatur. Er stellt eine einheitliche Muskelmasse dar bis zum fünften Tage (Fig. 9). Im Laufe des sechsten Tages beginnt sich daran die Sonderung in die einzelnen Muskeln einzuleiten, indem sich der *Obliquus externus ventrolateral* davon in der Weise abspaltet, dass er mit der ventralen Vegetationsspitze zunächst noch in Verbindung bleibt, sich später auch noch gegen diese schärfer absetzt. Trotzdem liefert diese dann noch Material für ihn und den *Obliquus internus*. Im Verlaufe des sechsten Tages hat sich der *Transversus medial* mit einer selbständigen Vegetationsspitze abgetrennt. Zwischen *Obliquus externus lateral*, die Vegetationsspitze ventral und *Transversus medial* ragt dorsal der *Obliquus internus* ein (Fig. 14). Am siebenten Tage werden dann die *Intercostales* erkennbar; sie sind dem *Obliquus internus* homolog. Erst am achten Tage erscheint der *Rectus* in der ventralen Vegetationsspitze, die jedoch nicht ganz von ihm aufgebraucht wird, sondern auch noch Material für *Obliquus externus* und *Transversus* liefert. Auch findet am achten Tage die Abgliederung der *Levatores costarum* von den äußeren Zwischenrippenmuskeln statt (Fig. 22).

### Vergleichung mit den Befunden bei Reptilien.

Die Entwicklung des Myotoms bei Vögeln stimmt mit der bei Reptilien in so fern überein, als die mediale Lamelle Muskulatur, die laterale Bindegewebe liefert, also auch bei Vögeln die Bezeichnung Muskel- und Coriumblatt mit Recht verdienen. Dorsale und ventrale Kante verhalten sich verschieden von den Befunden, wie sie bei Reptilien bekannt sind; sie bilden wahrscheinlich zwar auch eine Wucherungsschicht, deren Produkte sich jedoch nicht von der medialen Myotomlamelle scheiden lassen, und verlieren schon sehr frühzeitig ihre epitheliale Begrenzung und zwar die ventrale Kante vor der dorsalen. Indem dorsale und ventrale Myotomkante sich in gleicher Weise entwickeln, besteht also bei Vögeln ein ventraler Myotomfortsatz nicht, wenn man unter ventralem Myotomfortsatz einen Epithelschlauch verstehen will, wohl aber, wenn man im all-



gemeineren Sinne die Vegetationsspitze, die das Bildungsmaterial für den Rectus und den ventralen Theil des Obliquus externus und Transversus liefert, als solchen anerkennt. Dass dieses Fehlen des ventralen Myotomfortsatzes bei Vögeln und Säugethieren einen durchgreifenden Unterschied den anderen Wirbelthierklassen gegenüber bedeute, glaube ich nicht. Ich bin vielmehr der Ansicht, dass der bei allen Wirbelthieren gleiche Vorgang bei Vögeln nur in der Weise abgeändert ist, dass sich das aus dem Epithel der ventralen Kante entwickelte Bildungsmaterial sofort mit dem aus der medialen Lamelle gebildeten vereinigt. Trotzdem die epitheliale Begrenzung der ventralen Myotomkante durch die laterale Lamelle des ventralen Myotomfortsatzes fehlt, so ist doch jeder Zeit die Abgrenzung der ventralen Myotomkante scharf gezeichnet. Eine sekundäre laterale Myotomlamelle, wie sie bei Reptilien von der dorsalen und ventralen Myotomkante ausgeht, lässt sich bei Vögeln nicht nachweisen. Wir haben daher am 5. Tage eine einheitliche Seitenrumpfmuskelmasse, die allein aus der medialen Myotomlamelle entstanden ist, vielleicht unter Zuwachs von den beiden Kanten her. Aus dieser Seitenrumpfmuskelmasse allein sondern sich dorsal von der Seitenlinie, die durch eine Einknickung dargestellt ist, alle dorsalen, ventral davon alle ventralen Stammesmuskeln. Es findet also bei Vögeln für den Aufbau der Rumpfmuskulatur dasselbe Bildungsmaterial Verwendung wie bei Reptilien; in so fern aber ist ein Fortschritt diesen gegenüber zu verzeichnen, als die mediale und sekundär laterale Myotomlamelle zu einem einheitlichen Blastem untrennbar verschmelzen, woraus die gesammte Rumpfmuskulatur hervorgeht. Diese Abweichung von dem Entwicklungsmodus bei Reptilien ist wohl von dem Gesichtspunkte aus zu erklären, dass auf dem kürzesten Wege der bleibende Zustand herbeigeführt wird. Wie nun aber die Rumpfmuskulatur bei Vögeln einfacher ist als bei Reptilien, so vollzieht sich auch die Entwicklung einfacher, indem aus dem ventralen Myotomabschnitt die einzelnen Muskeln durch Abspaltung entstehen. Eine direkte Vergleichung mit den Reptilien ist danach nur möglich bezüglich der Muskeln, die auch bei Reptilien aus der medialen Lamelle hervorgehen, des Transversus und Obliquus internus; bezüglich des Obliquus externus und des Rectus, die bei Reptilien ganz oder zum Theil aus der sekundären lateralen Myotomlamelle hervorgehen, ist eine Entscheidung schwieriger, da das Bildungsmaterial aus dem ventralen Myotomfortsatz und der sekundären lateralen Lamelle bei Vögeln nicht mehr vom Muskelblatte getrennt ist.

---

Zum Schlusse ist es mir eine angenehme Pflicht, meinen hochverehrten Lehrern Herrn Geh. Rath Prof. Dr. GEGENBAUR, in dessen Anstalt die vorliegende Arbeit angefertigt wurde, und Herrn Prof. Dr. MAURER, von dem die Anregung dazu ausging, meinen herzlichen Dank auszusprechen für das freundliche Interesse, das sie an meiner Untersuchung nahmen.

## Litteraturverzeichnis.

- FISCHEL, Zur Entwicklung der ventralen Rumpf- und der Extremitätenmuskulatur der Vögel und Säugethiere. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXIII.
- KAESTNER, Über die Bildung von animalen Muskelfasern aus dem Urwirbel. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abtheilung. 1890. Suppl.
- Über die allgemeine Entwicklung der Rumpf- und Schwanzmuskeln bei Wirbelthieren. Ebenda. 1892.
- KÖLLIKER, Die embryonalen Keimblätter und die Gewebe. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XL.
- Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen. 2. Aufl.
- KOLLMANN, Die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen von 13—35 Urwirbeln. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abtheilung. 1891.
- MAURER, Der Aufbau und die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur der urodelen Amphibien etc. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XVIII.
- Die Entwicklung des Bindegewebes bei *Siredon pisciformis* und die Herkunft des Bindegewebes im Muskel. Ebenda. Bd. XVIII.
- Die ventrale Rumpfmuskulatur der anuren Amphibien. Ebenda. Bd. XXII.
- Die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei Reptilien. Ebenda. Bd. XXVI.
- PATERSON, On the Fate of the Muscle-Plate, and the development of the Spinal Nerves and Limb Plexuses in Birds and Mammals.
- RABL, Über die Differenzirung des Mesoderms. Anatom. Anzeiger. 1888.
- Theorie des Mesoderms. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XV und XIX.
- REMAK, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin 1855.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel VIII—X.

Sämmtliche Figuren sind mit einem HARTNACK'schen Mikroskope unter Zuhilfenahme eines ZEISS'schen Zeichenapparates aufgenommen.

Fig. 1 und 2. Hühnchen, 3 Tage alt. Schnitt in der Gegend zwischen der vorderen und hinteren Extremität zeigt das geschlossene Myotom. *c* Coriumblatt. *m* Muskelblatt. *dk* und *vk* dorsale und ventrale Myotomkante. Vergr. Oc. 3 Obj. 4.

- Fig. 3. Hühnchen,  $3\frac{1}{2}$  Tage alt. Schnitt zwischen vorderer und hinterer Extremität zeigt den Beginn der Auflösung der lateralen Myotomlamelle. Bezeichnungen wie bei Fig. 1 und 2. Vergr. Oc. 3 Obj. 4.
- Fig. 4. Dasselbe auf einem Schnitte in der Gegend der vorderen Extremität.
- Fig. 5 und 6. Hühnchen, 4 Tage alt. Schnitte in der Rumpfregeion zwischen vorderer und hinterer Extremität. Das Coriumblatt hat sich bis auf die dorsale und ventrale Myotomkante aufgelöst. Bezeichnung wie in den vorhergehenden Figuren. Vergr. Oc. 3 Obj. 4.
- Fig. 7. Hühnchen desselben Alters. Schnitt durch die ventrale Kante zweier auf einander folgender Myotome, um das Verhalten der ventralen Myotomkante zu zeigen. Vergr. Oc. 3 Obj. 4.
- Fig. 8, 9, 10. Hühnchen, 5 Tage alt. Schnitte durch die Lenden- und Thoraxgegend zeigen das ungesonderte Muskelblatt nach vollständiger Auflösung des Coriumblattes zu Bindegewebe. *S* Knick in der Seitenlinie. Oc. 3 Obj. 1.
- Fig. 11. Hühnchen,  $5\frac{1}{2}$  Tage alt. Schnitt durch die hintere Lendengegend zeigt das ungesonderte Muskelblatt. Bezeichnung wie bei Fig. 10. Oc. 3 Obj. 1.
- Fig. 12. Vom selben Objekte. Schnitt durch die vordere Lendengegend zeigt die Abspaltung des Obliquus externus gemeinsam mit ventraler Myotomspitze (*obl.e.+vm*). *obl.i.+tr* Obliquus internus und Transversus. Oc. 3 Obj. 1.
- Fig. 13. Vom selben Objekte. Schnitt aus der Brustgegend zeigt die Abspaltung des Obliquus externus (*obl.e*) von der ventralen Myotomspitze (*vm*). *ic.+tr* Intercostales und Transversus thoracis. Oc. 3 Obj. 1.
- Fig. 14. Hühnchen, 6 Tage alt. Schnitt aus der Bauchgegend zeigt die Abspaltung des Obliquus externus, Transversus und der ventralen Myotomspitze vom Myotom, mit dem der Obliquus internus noch kontinuierlich zusammenhängt. *tr* Transversus abdominis, *obl.e* Obliquus externus, *vm* ventrale Myotomspitze, *obl.i* mit dem Muskelblatt noch zusammenhängender Obliquus internus. Oc. 3 Obj. 1.
- Fig. 15. Vom selben Objekte. Schnitt aus der Brustgegend zeigt dasselbe wie Fig. 14 im Brustabschnitte. Bezeichnungen wie Fig. 14. *ic* Intercostales. Oc. 3 Obj. 1.
- Fig. 16, 17, 18. Hühnchen, 7 Tage alt. Schnitte aus der vorderen Bauch- und hinteren Brustgegend zeigen die Differenzirung der Intercostales und ihre Homologie mit dem Obliquus abdominis internus. Bezeichnungen wie Fig. 14. *ic.i.+e* Intercostalis internus und externus. Oc. 2 Obj. 1.
- Fig. 19, 20, 21, 22, 23. Hühnchen, 8 Tage alt. Die Schnitte sind durch die Bauch- und Brustgegend geführt und zeigen die Entstehung des Rectus (*r*) in der ventralen Myotomspitze (*vm*) und die Abgliederung der Levatores costarum (*lc*) von den Intercostales externi. Sonst Bezeichnungen wie Fig. 14. Oc. 2 Obj. 1.

# Zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Duodenum in frühen Embryonalstadien.

Von

**Jul. Tandler,**

Prosektor.

---

*(Aus der I. anat. Lehrkanzel zu Wien.)*

---

Mit Tafel XI und XII.

---

Schon seit längerer Zeit mit dem Studium der physiologischen Nabelhernie beschäftigt, wandte ich auch den Entwicklungsverhältnissen der hierbei in Betracht kommenden Darmabschnitte meine Aufmerksamkeit zu. Und dies um so mehr, als die bisherigen Angaben über die frühen Entwicklungsstadien des menschlichen Darmes theils spärlich, theils widerspruchsvoll sind.

Als ich die weiter unten zu besprechende Eigenthümlichkeit der sich entwickelnden Mucosa des Duodenum an einem 14,5 mm größte Länge messenden menschlichen Embryo fand, hielt ich sie für eine individuelle Missbildung, als solche wohl interessant, aber für die allgemeine Darmentwicklung belanglos. Kurze Zeit darauf fand ich aber an einem 12,5 mm langen menschlichen Embryo dieselben Verhältnisse. Ich wurde mir nun darüber klar, dass die Frage, ob die epitheliale Atresie des Duodenallumens — denn um eine solche handelte es sich in beiden Fällen — ein normales oder pathologisches Vorkommnis darstelle, nur an der Hand eines größeren Materials zu lösen sei.

Da mir nur drei dem Institute gehörige, von mir selbst geschnittene Serien zur Verfügung standen, wandte ich mich an eine Reihe von Fachkollegen mit der Bitte, die eventuell in ihrem Besitze befindlichen gleich alten menschlichen Embryonen auf das beschriebene



Verhältnis zu prüfen. Erst durch die Liebenswürdigkeit der Herren Prof. HOCHSTETTER, Prof. KOLLMANN, Dr. OTIS, Dr. PETERS, Dr. RABL und Prof. SCHAFFER kam ich in den Besitz der gleichsinnigen Befunde bei menschlichen Embryonen derselben Entwicklungsperiode.

Ich sage hiermit all diesen Herren öffentlich bestens Dank für die liebenswürdige Bereitwilligkeit, mit der sie mir die betreffenden Serien oder daraus entnommene Daten und Abbildungen zur Verfügung stellten.

Ich will nun in Folgendem nach Berücksichtigung der hierher gehörigen Litteraturangaben zuerst eine Tabelle des mir zur Verfügung stehenden Materials und hierauf die an den einzelnen Objekten erhobenen Befunde darlegen. Daran schließe sich ein Résumé und an dieses eine Besprechung der bisher geltenden Theorien über die Entstehung der angeborenen Darmatresien an Hand der vorliegenden Litteratur.

Bei dem Umstande, dass bisher gerade die jüngeren Stadien menschlicher Embryonen bezüglich der genaueren Verhältnisse bei der Entwicklung der Darmmucosa fast gar nicht berücksichtigt wurden, soll hier nur das auf diesen Gegenstand direkt Bezügliche Erwähnung finden.

HERTWIG schließt sich in seinem Lehrbuche der Entwicklungsgeschichte an das von SEDGWICK MINOT Gesagte an und erwähnt, dass sich die LIEBERKÜHN'schen Drüsen und die Zotten gegen Ende des zweiten Monates zu entwickeln beginnen.

In der »Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere« sagt KÖLLIKER, dass der Dünndarm menschlicher Embryonen im zweiten Monate Anfangs noch eine glatte Oberfläche mit einfachem Epithel von 9—13  $\mu$  Dicke zeige. Erst am Ende des zweiten und im dritten Monate treten Dünndarmzotten zuerst vereinzelt und bald sehr zahlreich auf. Die Entwicklung des Duodenum stimmt mit der des Dünndarmes überein.

In dem »Grundriss der Entwicklungsgeschichte« wiederholt KÖLLIKER seine Angaben aus der Entwicklungsgeschichte ohne wesentlich Neues hinzuzufügen. Eben so verhält sich SCHULTZE bei der Neubearbeitung des KÖLLIKER'schen Werkes im Jahre 1899.

KOLLMANN äußert sich in seinem »Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen« beiläufig wie folgt: Das Epithel des Darmrohres besteht in seinem ersten Auftreten überall aus einer einfachen Lage von niedrigen kubischen Zellen. Aus diesen Zellen entsteht im Dünn- und Dickdarm zunächst eine geschichtete Lage von runden Zellen, diese wandeln sich in ein geschichtetes Cylinderepithel um,

das später wieder einschichtig wird. Im zweiten Monate ist die Darmschleimhaut noch glatt, im dritten Monate treten vereinzelte Zotten auf.

SEDGWIK MINOT, dem sich, wie erwähnt, HERTWIG anschließt, beschreibt im ersten Monate ein hohes Cylinderepithel. Im zweiten Monate beginnen die Zotten und Drüsen zu erscheinen. Nach dem zweiten Monate beginnt die Mucosa allmählich ihren embryonalen Charakter zu verlieren.

MINOT beschreibt auch, dass an den von ihm untersuchten Schnitten die entodermalen Zotten nur theilweise von Mesoderm erfüllt sind, und hält dies für ein normales Vorkommen — »a peculiarity which I am inclined to regard as normal not as artificial«.

In Fig. 448 seines Buches bildet er auch dieses Verhältnis an einem menschlichen Embryo von drei Monaten ab.

Ich muss gestehen, dass ich an meinen Präparaten dieses Verhältnis bei jüngeren Stadien nie, bei älteren nur höchstens dann sah, wenn dem Embryo vor der Fixation nicht die Bauchhöhle geöffnet wurde. Daher halte ich dieses Vorkommen im Gegensatze zu MINOT für ein Artefakt, herbeigeführt wahrscheinlich durch die Konservierung.

Wie aus dem bisher Angeführten erhellt, haben die frühen Entwicklungsstadien des Duodenum keine besondere Berücksichtigung gefunden, wie dies ja bei dem eng begrenzten Rahmen eines Handbuches leicht verständlich ist.

Aber auch bezüglich der speciellen Arbeiten über die Entwicklungsgeschichte der Darmmucosa gilt mehr oder minder dasselbe.

PATZELT hat in seiner Arbeit nur auf die Dickdarmschleimhaut sein Augenmerk gerichtet. Außerdem stand ihm Material junger menschlicher Embryonen nicht zur Verfügung. Seine Untersuchungen sind hauptsächlich an Katzen-Embryonen gemacht.

PATZELT beschreibt 1882 an einem Schweinsembryo von 3,7 cm Körperlänge im Gegensatze zu BRAND und KÖLLIKER ein einschichtiges Epithel des Darmlumens.

Aus der ausführlichen Arbeit PATZELT's sei hier nur ein für das vorliegende Thema bedeutungsvollerer Abschnitt citirt: PATZELT beschreibt nämlich bei einem 3,3 cm langen Katzen-Embryo die Verhältnisse folgendermaßen: »Die Drüsen und Zottenanlagen sind vorhanden bevor im Mesoderm irgend welche Einbuchtungen oder Ausstülpungen zu bemerken sind«, und sagt schließlich in seinem Résumé: »Diese Epithelhöckerchen (Zottenanlagen) repräsentiren die

ersten Anlagen der Zotten. Die weitere Ausbildung der Zotten geschieht in der Art, dass ein Bindegewebsfortsatz in die Höckerchen hineinwächst, immer größer und größer wird, bis die Zotte ihre volle Länge erreicht hat.«

Vom Jahre 1882 bis zum Jahre 1898 erschien keine Publikation, die sich mit der Entwicklung der Darmmucosa beschäftigte.

1898 erschienen ziemlich gleichzeitig zwei hierher gehörige Arbeiten, die eine von SCHIRMAN, die andere von VOIGT.

SCHIRMAN beschäftigt sich im Auftrage STÖHR's mit dem Studium der Rückbildung der Dickdarmzotten beim Meerschweinchen. SCHIRMAN kommt bei diesem Studium zu folgendem Schlusse: »Die embryonalen Zotten des Dickdarmes bestehen beim Meerschweinchen zu vier Fünfteln ihrer Länge einzig aus Epithelzellen, nur das basale Fünftel der Zotte enthält einen axiale Blutgefäße führenden Bindegewebsstrang. Nur dieses basale Fünftel bleibt erhalten und geht in der Bildung der LIEBERKÜHN'schen Drüsen auf, der größere Rest wird zurückgebildet, er zerfällt.«

In der Arbeit selbst erwähnt SCHIRMAN an einer Stelle Anastomosen zwischen den einzelnen Zotten und giebt auch in Fig. 3 eine Abbildung dieses Verhältnisses.

Er sagt dann bezüglich des Zustandekommens dieser Anastomosen wörtlich Folgendes: »Wie solche Verbindungen zu Stande gekommen sind, darüber lässt sich vorläufig kein sicherer Aufschluss geben, da wir nicht im Besitze jüngerer Meerschweinchen-Embryonen sind. Es wäre denkbar, dass diese Zotten aus einer gemeinschaftlichen, das Lumen des Dickdarmes fast oder ganz ausfüllenden Masse hervorgegangen sind, der Art, dass Spalten in den epithelialen Massen auftraten, die mit Nachbarspalten zusammenfließend, die Einzelzotten gewissermaßen herausmodellirten. Die Anastomosen würden dann als Reste dieser ursprünglich gemeinschaftlichen Epithelmasse zu betrachten sein.«

Ich habe diese Beobachtung sammt der daran geknüpften Vermuthung hier wörtlich wiedergegeben, da ich im Laufe meiner Auseinandersetzungen noch darauf zurückkommen werde.

VOIGT hat auf Veranlassung MERKEL's die Frage nach der Entwicklung der Darmzotten und Darmdrüsen mit Zuhilfenahme der modernen Methoden zu lösen gesucht.

Er verfertigte von einer Reihe von Stadien sehr instruktive Plattenmodelle. Seine Untersuchungen, welche an Schweine-Embryonen durchgeführt sind, beschäftigen sich wohl hauptsächlich mit

dem Dickdarm, beziehen sich aber auch vielfach auf den Dünndarm.

Das jüngste von VOIGT untersuchte Stadium ist ein Embryo von 34 mm Länge. Er fand an demselben gleich PATZELT ein das Darm-lumen auskleidendes einschichtiges Epithel. An einem älteren (58 mm langen) Schweine-Embryo bemerkt VOIGT, dass sich die Dicke und Gestaltung der Epithelschicht nicht vollständig den Verhältnissen des unterliegenden Bindegewebes anschließe, und dass mit dieser Zerklüftung der inneren Oberfläche des Darmrohres der erste Schritt zur Entstehung der Zotten und Drüsen gethan sei.

Die von SCHIRMAN beschriebene Nekrose resp. Resorption der Zottenenden konnte VOIGT nicht finden.

Er fasst die Resultate seiner Untersuchungen wie folgt zusammen:

»Der erste Schritt zur weiteren Ausbildung (des Darmes) besteht in einer unregelmäßigen Zerklüftung der bisher glatten inneren Oberfläche des Darmrohres durch Einsenkungen und Furchen. Diese werden immer zahlreicher und fließen zu einem Netz von Kanälen zusammen; die von ihnen umzogenen Oberflächenfelder werden immer kleiner. Jetzt beginnen auf diesen Feldern (Zottenbasen) kleinere Erhebungen zu entstehen, die ersten Spuren der späteren Zotten«. . .

Erst nach der Vollendung meiner Arbeit erschien im XVII. Bd. Nr. 12/14 des Anatom. Anzeigers eine kurze Arbeit »On the Development of the Villi of the Human Intestine« von JOHN M. BERRY.

Sie sei demnach hier anhangsweise besprochen.

Der jüngste von BERRY angeführte Embryo hat eine Scheitel-Steißlänge von 17 mm, gehört also einer Entwicklungsepoche an, die uns hier direkt interessirt. BERRY schreibt über den Darm dieses Embryo nur, dass die Wand in ihrem epithelialen Abschnitte verdickt, aber vollkommen glatt sei und in keiner Region ein Anzeichen von Falten oder Zotten besitze. Er bringt auch eine Illustration vom Jejunum dieses Embryo, ohne irgend wie Genaueres über das Duodenum auszusagen.

Der nächst ältere Embryo, der zur Untersuchung gelangte, hat eine Steiß-Scheitellänge von 24 mm.

An ihm konstatirt BERRY kleine Falten des epithelialen Belags in den oberen Darmpartien. In diese Falten erstrecken sich schon mesodermale Erhebungen hinein. Doch sind diese Verhältnisse, wie BERRY selbst betont, nicht verlässlich, da das Epithel durch die Konservirung vielfach von der mesodermalen Unterlage abgehoben ist.



BERRY hat die Verhältnisse auch an Plattenmodellen studirt und Zählungen über die Zunahme der Zotten angestellt.

Er kommt zu folgenden Schlusssätzen:

- 1) Die Zahl der Falten wächst mit dem Alter des Embryo.
- 2) Vollkommen entwickelte Zotten und junge kommen neben einander vor.
- 3) Die Zotten erscheinen zuerst als Longitudinalfalten, die dann in Zotten zerfallen.
- 4) Die Zotten entwickeln sich zuerst in den oberen Darmpartien.

Tabelle des verwendeten Materials.

|    | Namen                           | Länge   | Eigenthümer                        |
|----|---------------------------------|---------|------------------------------------|
| 1  | Embryo humanus Chr <sub>1</sub> | 7 mm    | Prof. HOCHSTETTER                  |
| 2  | Embryo humanus B.               | 8,5 mm  | Prof. KOLLMANN                     |
| 3  | Embryo humanus K.               | 10,5 mm | Prof. KOLLMANN                     |
| 4  | Embryo humanus                  | 11 mm   | Doc. Dr. RABL                      |
| 5  | Embryo humanus P <sub>1</sub>   | 11 mm   | Prof. HOCHSTETTER                  |
| 6  | Embryo humanus K.S.             | 12,5 mm | Anatom. Institut Prof. ZUCKERKANDL |
| 7  | Embryo humanus S <sub>2</sub>   | 14,5 mm | Anatom. Institut Prof. ZUCKERKANDL |
| 8  | Embryo humanus                  | 15 mm   | Prof. SCHAEFFER                    |
| 9  | Embryo humanus                  | 19 mm   | Dr. OTIS                           |
| 10 | Embryo humanus R.               | 20 mm   | Anatom. Institut Prof. ZUCKERKANDL |
| 11 | Embryo humanus Hs <sub>4</sub>  | 21,6 mm | Doc. Dr. PETERS                    |

Von diesen elf menschlichen Embryonen habe ich sieben an Schnittserien selbst untersucht, von den anderen vier standen mir bei dreien Reproduktionen der bezüglichen Schnitte zur Verfügung, während ich über einen nur brieflich die betreffenden Daten erhielt.

Die Embryonen repräsentiren eine ziemlich vollständige Reihe der Entwicklungsstadien, circa vom 30. bis zum 60. Tage des Embryonallebens.

Berücksichtigt man nämlich die individuellen Schwankungen in der Entwicklung, so sind manche der hier angegebenen Embryonen in ihrer Entwicklung etwas vorgeschritten, manche etwas zurückgeblieben gegenüber dem ihnen nach dem Längenmaße zukommenden Entwicklungsstadium.

So ist zum Beispiel der Embryo Nr. 4 sicher viel jünger als das angegebene Längenmaß vermuthen ließe; etwas Ähnliches ist bei dem Embryo Nr. 7 der Fall.

Die einzelnen Eigenthümlichkeiten sollen übrigens bei der Beschreibung Berücksichtigung finden.

### I. *Embryo humanus* Chr<sub>1</sub>.

Eigenthum des Herrn Prof. HOCHSTETTER.

Der Embryo hat die größte Länge von 7 mm.

Herr Prof. HOCHSTETTER theilte mir in liebenswürdigster Weise mit, dass an dem Duodenum dieses Embryo noch keine Epithelwucherung vorhanden ist.

Wir hätten demnach hier ein Stadium vor uns, welches noch vor Beginn der eigenthümlichen Erscheinung der epithelialen Hypertrophie liegt.

### II. *Embryo humanus* B.

Eigenthum des Herrn Prof. KOLLMANN.

Der Embryo misst in Nacken-Steißlänge 8,5 mm, allerdings erst in Xylol gemessen, so dass man seine wirkliche Länge mit ca. 10 mm angeben könnte.

Das Objekt wurde noch lebenswarm fixirt und in eine Serie mit der Schnittdicke von 20  $\mu$  zerlegt.

Herr Prof. KOLLMANN stellte mir drei von Herrn stud. med. MÜLLER angefertigte Zeichnungen von Schnitten durch das Duodenum dieses Embryo sammt den zugehörigen Daten zur Verfügung. Daraus ist Folgendes zu entnehmen.

Knapp oberhalb der Mündung des Ductus pancreaticus accessorius zeigt das Darmepithel eine starke Wucherung. Man sieht deutlich mehrere Reihen von Kernen. Das Darmlumen selbst ist gerade noch sichtbar (vgl. Fig. 1).

Der Ductus choledochus ist noch durch eine breite Mesodermbrücke von dem Darme getrennt.

Am folgenden Schnitte, wiedergegeben in Fig. 2, ist innerhalb der epithelialen Masse überhaupt kein Lumen nachweisbar. Die Brücke zwischen Darm und Gallengang hat sich verschmälert. Am nächsten Schnitte, auf dem die Einmündung des Ductus choledochus bereits getroffen ist, fehlt ebenfalls das Darmlumen vollständig (siehe Fig. 3).

An den folgenden Schnitten zeigt sich innerhalb des noch hypertrophischen Epithels ein kleines Darmlumen.

An diesem Embryo ist demnach eine deutliche epitheliale

Wucherung, die sich bis zur kompletten Verlegung des Duodenallumens steigert, nachweisbar. Die Stelle der epithelialen Atresie sitzt zwischen der Mündung des Ductus pancreaticus und der des Ductus choledochus.

### III. *Embryo humanus* K.

Eigenthum des Herrn Prof. KOLLMANN.

Der Embryo misst nach der Fixirung in MÜLLER 10,5 mm Nackensteißlänge. Er ist in eine Serie von der Schnittdicke 10  $\mu$  zerlegt.

Die Körperform dieses Embryo ist in KOLLMANN's »Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen« wiedergegeben.

Herr Prof. KOLLMANN stellte mir auch von diesem Embryo zwei Zeichnungen, angefertigt von Herrn stud. med. MÜLLER, sammt zugehörigen Daten zur Disposition.

Demnach würde sich folgender Befund ergeben.

Auf Fig. 4 erscheint das Duodenum zweimal getroffen, ventralwärts unmittelbar vor der Mündung des Ductus choledochus, und dorsalwärts an der Mündungsstelle des Ductus pancreaticus accessorius. An beiden Stellen ist das Epithel sehr stark verdickt, so dass das Duodenallumen sehr verengt erscheint.

Auf dem darauf folgenden Schnitte, Fig. 5, erfolgt die Vereinigung des Gallenganges mit dem Duodenum. Auch hier sind mehrere Lagen von Epithelzellen, die das Lumen umgeben, deutlich nachweisbar.

Zu einem vollständigen Darmverschluss ist es bei diesem Embryo vor der Hand nicht gekommen. Wir finden demnach an diesem Embryo im Bereiche des Duodenum eine Wucherung der das Duodenallumen bekleidenden Epithelzellen, ohne dass diese Wucherung zu einer Atresie geführt hätte.

### IV. *Embryo humanus*.

Eigenthum des Herrn Doc. RABL.

Der Embryo hat eine Länge von 11 mm (von Dr. RABL über die Konvexität gemessen) und repräsentirt ein Stadium, das beiläufig zwischen Nr. 8 und 9 der His'schen Normaltafel läge. Das Objekt ist sehr gut konservirt und in eine Schnittserie von 10  $\mu$  Dicke zerlegt.

Der Magen des Embryo ist rein sagittal gestellt. Der Pylorus nicht markirt. Das Duodenum zieht in der Sagittalebene nach vorn

unten. Nur unmittelbar hinter der Mündung des Ductus choledochus biegt das Duodenum entsprechend der Stellung der künftigen Flexura duodeno-jejunalis ein wenig gegen rechts ab. Das dorsale Pankreas ist schon gut entwickelt, vom ventralen sind erst zwei aus dem Ductus choledochus entspringende Drüsenknospen vorhanden. Die Mündungen des Ductus choledochus und des Ductus pancreaticus dorsalis sind noch ziemlich weit von einander entfernt.

All diese Verhältnisse wurden an dem hierzu angefertigten Plattenmodelle studiert. Untersucht man nun des Genaueren die Verhältnisse des Darmtraktes bezüglich Epithel und Lumen, so findet man Folgendes:

Im Bereiche des ganzen Darmes ist das Epithel mehrschichtig.

Ein besonderer Unterschied in der Anordnung oder in der Qualität der einzelnen Epithelzellen entsprechend einzelnen Darmabschnitten ist nicht wahrnehmbar.

Überall sind die Zellgrenzen durch die dichte Anordnung der Zellen verdeckt. Man kann auf die Form des epithelialen Gefüges eigentlich nur aus den Positionen der Zellkerne schließen.

Die Kerne selbst sind sowohl mit Hämatoxylin, als auch an manchen Schnitten mit Kongoroth lebhaft gefärbt, stark granuliert. Ihre Form ist mehr oder minder kreisrund bis oval.

Sowohl gegen die mesodermale Basis als auch gegen das freie Lumen hin zeigt die epitheliale Schicht eine deutliche Grenze. Während aber die Grenzlinie gegen das Mesoderm durch einen ganz feinen eben noch definirbaren, etwas stärker tingierten Saum markiert wird, erscheint die Grenzlinie gegen das Lumen breiter, stark gefärbt und etwas unregelmäßig. Der gesammte Darm in diesem Stadium ist durchgängig; es ist nur ein Lumen überall nachweisbar und dieses ist central gestellt.

Verfolgt man das Lumen in cranio-caudaler Richtung, so ist es auffallend, wie vielfach die Weite der Lichtung einerseits, das Verhältnis zwischen Lichtung und Wanddicke andererseits variiert.

Während einige Schnitte oberhalb der Höhe der Theilung der Trachea die Lumina und die Wanddicke der Trachea und des Ösophagus beiläufig gleich sind (Durchmesser des epithelialen Rohres von einem mesodermalen Rande bis zum anderen frontal gemessen ca. 90  $\mu$  Weite, der Lichtung ca. 20  $\mu$ ), beträgt die Weite des Ösophaguslumens unmittelbar in der Höhe der Trachealtheilung bei gleichbleibender Cirkumferenz des Epithelrohres kaum mehr als 5  $\mu$ . Einige Schnitte unterhalb dieser Stelle ist ein Lumen bei sehr starker



Vergrößerung eben noch zu sehen. Am Übergang in den Magen erweitert sich das Lumen immer mehr zum Magen selbst.

Der sagittal gestellte Magen misst in der Frontalebene wieder nur von einer mesodermalen Grenze bis zur anderen gemessen ca. 200  $\mu$ , davon entfallen auf die Lichtung ca. 120  $\mu$ .

An der Mündung des Pankreas dorsale hat das epitheliale Rohr einen Durchmesser von ca. 100  $\mu$  und ein Lumen von 30  $\mu$ .

Unmittelbar nach dieser Stelle verengt sich das Darmlumen ganz auffällig. Es entspricht diese Region beiläufig der Umbiegungsstelle des Duodenum in den cranialen Schenkel der Nabelschleife.

Es ist dies die engste Stelle des gesamten Dünndarmes. Das epitheliale Darmrohr misst hier ca. 80  $\mu$  und hat eine Lichtung von kaum 5  $\mu$ .

Im cranialen Nabelschleifenschenkel erweitert sich der Darm ein wenig und behält seine Form bis zur Mündung des Ductus omphalo-meseraicus.

Dieser ist in der dem Darm zugekehrten Partie ohne Lumen und repräsentiert einen soliden Zellstrang, der in ventraler und etwas cranialer Richtung verläuft.

Er ist durch 12 Schnitte zu verfolgen und erweitert sich plötzlich zum Nabelbläschen, nachdem er ca. zwei Schnitte früher ein ganz enges Lumen erhalten hat.

Der caudale Schenkel der Nabelschleife ist durchaus mit einem weiteren Lumen versehen als der craniale.

Einige Schnitte nach der Einmündung des Ductus omphalo-meseraicus findet sich eine plötzliche Erweiterung der Darmlichtung.

Das Epithelialrohr misst hier ca. 120  $\mu$ , das Lumen beiläufig 80  $\mu$ .

Nach einigen Schnitten verengt sich das Darmrohr wieder plötzlich. Die besprochene Erweiterung ist die Stelle des Cöcum.

Während bisher in der epithelialen Darmwand mehrere Reihen von Kernen sichtbar waren, ich demnach das Epithel für ein mehrschichtiges ansehen musste, ändert sich jetzt im Enddarm das Bild etwas dahin, dass stellenweise die Entscheidung, ob ein mehrschichtiges oder nur ein einschichtiges Epithel vorliegt, schwer, ja fast unmöglich wird.

Dabei ist das Lumen des gesamten Enddarmes mittelweit.

Dieses Aussehen behält der Enddarm bis zur Mündung in die Kloake.

Während demnach die epitheliale Darmwand in den verschiedenen Partien einen verschiedenen Charakter zeigt, bleibt das Aussehen des mesodermalen Darmrohres unverändert.

Wir finden überall regellos angeordnetes Mesodermgewebe, ohne dass irgendwo der Beginn einer konzentrischen Anordnung der Zellen um das Epithelialrohr auffindbar wäre.

Fassen wir kurz die Befunde an diesem Stadium zusammen, so ergibt sich Folgendes:

An diesem, so weit ich es überblicken kann, beiläufig mit dem Embryo Chr.<sub>1</sub> HOCHSTETTER's gleichalterigen Embryo ist der gesamte Darm durchgängig. Die Weite der Darmlichtung variiert. Die engste Stelle des Darmes befindet sich unmittelbar unter der Mündung des Ductus choledochus, hier ist auch naturgemäß das Darmepithel am dicksten.

In diesem Stadium beginnt schon das Dickenwachsthum des Duodenalepithels; der mesodermale Darmabschnitt ist noch vollkommen ungegliedert. Dieser Embryo würde demnach sich an den Embryo Chr.<sub>1</sub> bezüglich der Duodenumentwicklung anschließen.

#### V. *Embryo humanus* P<sub>1</sub>.

Eigenthum des Herrn Prof. HOCHSTETTER.

Der Embryo hat die größte Länge von 11 mm und eine Kopflänge von 9 mm.

Die Verhältnisse des Duodenum stellen sich nach den mir von Herrn Prof. HOCHSTETTER in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellten Mikrophotographien und Daten folgendermaßen dar:

Im Bereiche der Mündungsstellen des Pankreas- und des Gallenganges ist eine bedeutende epitheliale Wucherung deutlich sichtbar. Fig. 6 zeigt ein Übersichtsbild durch die betreffende Region. Man sieht rechts und vorn das mit zwei ganz kleinen Öffnungen versehene Duodenum, links davon den Rest des Netzbeutels. Im axialen Gekrösblatte ist die Pankreasanlage und hinter dem Duodenum der Ductus choledochus sichtbar. Neben ihm verläuft die Vena omphalomesaraica.

In Fig. 7 ist derselbe Schnitt im Bereiche des Duodenum bei starker Vergrößerung wiedergegeben. Innerhalb des schon ringförmig differenzirten mesodermalen Darmrohres liegt das epitheliale Darmrohr. Die Epithelien sind so stark gewuchert, dass sie das mesodermale Rohr bis auf zwei ganz kleine Öffnungen ausfüllen. Es ist natürlich unmöglich anzugeben, welche von den beiden Öffnungen später zum bleibenden Duodenallumen wird.

Dieser Embryo zeigt demnach eine bedeutende epitheliale Hyper-

trophie im Bereiche des Duodenum; ob es zu einer vollständigen Atresie hierbei kommt, kann ich nicht angeben.

## VI. *Embryo humanus* K.S.

Eigenthum der I. anatom. Lehrkanzel.

Der Embryo hat 12,5 mm größte Länge, 10,5 mm Steiß-Nackenslänge und gleicht ziemlich genau dem unter No. 15 der His'schen Normatafel angegebenen Embryo.

Das Objekt wurde horizontal geschnitten und mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt. Das Epithel des gesammten Darmrohres ist mehrschichtig.

Gleich an der Übergangsstelle des frontal gestellten Magens in das Duodenum zeigt sich eine bedeutende Zunahme der epithelialen Elemente und das Vorhandensein mehrerer Lumina.

Ductus choledochus und pancreaticus ventralis münden gemeinsam, Ductus pancreaticus dorsalis separat.

Die an den einzelnen Schnitten sichtbaren Lumina im Bereiche des epithelialen Darmrohres stellen mehr oder minder allseitig abgeschlossene Höhlen dar. Die Hypertrophie der Epithelien nimmt in caudaler Richtung zu und erreicht ihr Maximum etwas cranial von jener Stelle, wo das Duodenum in die Nabelschleife umbiegt.

Hier kommt es auch zum epithelialen Verschluss des Duodenallumens.

Da diese Verhältnisse denen bei dem Embryo S<sub>2</sub> sehr ähnlich sind, kann im großen Ganzen auf die folgende Beschreibung dieses Embryo verwiesen werden. Hervorgehoben sei nur, dass bei näherem Vergleiche der beiden Objekte es den Anschein hat, als ob die einzelnen Lumina im Duodenallumen des Embryo KS durchschnittlich weiter wären als die bei S<sub>2</sub>.

Die mesodermale Darmwand zeigt noch sehr primitive Verhältnisse.

Die einzelnen Zellen haben vollständig ihren mesodermalen Charakter bewahrt, die dem Epithelrohr anliegenden zeigen die ersten Anfänge einer concentrischen Anordnung.

Die Nabelschleife besteht aus einem noch völlig geraden cranialen und eben solchem caudalen Schenkel. Hier finden wir ein centrales mittelweites, von geschichtetem Epithel umgebenes Lumen. Das Cöcum ist als Erweiterung markirt. Das Mesoderm der Darmwand ist vollkommen undifferenzirt.

Dieser Embryo würde bezüglich der von ihm repräsentirten Ent-

wicklungsphase des Duodenum zwischen den Embryo P<sub>1</sub> und S<sub>2</sub> zu setzen sein.

## VII. *Embryo humanus S<sub>2</sub>*.

Eigenthum der I. anatom. Lehrkanzel.

Der Embryo hat eine größte Länge von 14,5 mm, gleicht beiläufig der Fig. 16 der His'schen Normatafel. Er wurde durch Operation bei Extrauterinschwangerschaft in meinem Beisein von Herrn Prof. SCHAUTA gewonnen und noch lebend von mir fixirt.

Ich sage hiermit Herrn Prof. SCHAUTA für seine übergroße Liebenswürdigkeit bestens Dank.

Ich hebe die gewiss frische Fixation des Objectes aus Gründen hervor, die noch später besprochen werden sollen.

Der Embryo wurde in Kochenille-Alaun gefärbt und in eine lückenlose Horizontalserie in der Schnittdicke von 15  $\mu$  zerlegt.

Der Befund am Duodenum gestaltet sich wie folgt:

Am Übergange des Magens in das Duodenallumen, also an der Stelle des künftigen Pylorus, sieht man eine beträchtliche Verdickung des Epithels. Bereits an einem der nächsten Schnitte bemerkt man das Auftreten von Hohlräumen im Epithel der Duodenalwand. Die überall wohl umgrenzten Epithellücken häufen sich auf den nächsten Schnitten derart, dass das eigentliche Duodenallumen nicht mehr zu erkennen ist. Auch an der Mündungsstelle des Ductus choledochus, in den knapp vor seinem Ende der Ausführungsgang des ventralen Pankreas mündet, kann von einem eigentlichen Duodenallumen nicht mehr die Rede sein, da die ganze epitheliale Masse von einer Reihe Öffnungen durchlocht erscheint. Vier Schnitte caudalwärts von der Mündung des Ductus choledochus mündet der Ausführungsgang des dorsalen Pankreas.

In Fig. 8 ist ein Theil dieses Schnittes wiedergegeben. Man sieht daselbst die von dem umgebenden Mesodermgewebe durchaus scharf abgehobene epitheliale Masse mit den Öffnungen und der Mündung des Pankreas dorsale. Die einzelnen Epithelzellen begrenzen sich, wie man bei starken Vergrößerungen sieht, vollkommen scharf und gleichmäßig nur gegen jedes einzelne Lumen. Man ist nicht im Stande aus der Form der Grenzlinien irgend eines der Lumina vom anderen zu differenziren, oder gar eines als das eigentliche Duodenallumen anzusprechen. Die Epithelmassen können auch nicht desquamirte Epithelien sein, da sich an gar keiner anderen Stelle des gesammten Darmtraktes eine Desquamation findet und da



überall im Bereiche des ganzen Darmquerschnittes Kerntheilungsfiguren sichtbar sind.

Caudal von der Mündung des Ductus pancreaticus dorsalis nimmt die Zahl der Lumina noch zu. Hierbei ist zu bemerken, dass die meisten Lumina nur auf einigen Schnitten sichtbar, meistens allseitig abgeschlossene Höhlen bilden. Manche dieser Räume sind länglich, hier und da communiciren auch zwei benachbarte, aber selten. Auch die Räume, in welche die Ausführungsgänge der Leber und des Pankreas münden, sind allseitig abgeschlossen.

Dieselben Erscheinungen finden sich natürlich auch in der Pars descendens resp. in dem ihr entsprechenden Abschnitte der Duodenalschlinge. Je weiter man in der Verfolgung der Serie caudalwärts gelangt, desto massiver wird der epitheliale Grundstock des Duodenum und desto kleiner und spärlicher werden die Epithellücken, bis endlich das Duodenum zu einem vollkommen soliden Strang wird, so dass überhaupt kein Lumen nachweisbar ist. Diese vollkommen atretische Stelle ist auf dem Übersichtsbilde Fig. 9 wiedergegeben.

Zwischen der Leber und dem caudalen Abschnitte des Netzbeutels schiebt sich die Vena omphalo-meseraica und hinter ihr die gleichnamige Arterie ein, an deren hinterem Kontour das atretische Duodenum sichtbar ist. Auf dem Bilde Fig. 10 ist dieses Stück des Schnittes stark vergrößert wiedergegeben. Das mesodermale Darmrohr ist hier vollkommen von den Epithelien erfüllt. Die einzelnen Epithelzellen lassen sich von einander nicht abgrenzen und liegen anscheinend regellos neben einander. Zu mindest ist man nicht im Stande eine konzentrische Schichtung oder irgend einen anderen Anordnungstypus der Zellen zu finden. Dort, wo der Darm mehrere Epithellücken zeigt, bildet jede Lücke das Centrum der Zellanordnung, davon kann natürlich hier nicht die Rede sein. Die Zellkerne sind groß, rund bis oval. In vielen sind Kerntheilungsfiguren deutlich zu sehen, so dass der Schluss wohl berechtigt erscheint, dass auch hier nicht abgestorbene und desquamirte, sondern lebende Epithelzellen das Lumen des Darmes erfüllen.

Der mesodermale Darmabschnitt lässt deutlich zwei konzentrische Schichten erkennen.

Die innere Schicht, vgl. Fig. 10, zeigt eine besser ausgeprägte konzentrische Anordnung der Zellen als die äußere, da in dieser die Zellkerne noch mehr regellos neben einander liegen.

Innerhalb der inneren Zone sieht man wieder, dass die mehr runden Kerne der dem Entoderm anliegenden Zellschicht nach außen

allmählich immer länger und mehr stäbchenförmig werden. Es ist dies die erste Anlage der cirkulären Muskelschicht.

Die totale Atresie reicht durch mehrere Schnitte. An den darauf folgenden Schnitten sind wieder zwei kleine Lumina angedeutet. Das Duodenum enthält von da an abwechselnd bald drei, bald zwei Lumina. An dem einen oder dem anderen Schnitte ist auch nur ein Lumen sichtbar, doch dieses liegt excentrisch der einen oder der anderen Stelle der Darmperipherie eng an.

Acht Schnitte unterhalb der vollkommen atretischen Stelle wird plötzlich das Lumen konzentrisch und erweitert sich rasch. Unmittelbar darunter biegt das Duodenum in die gestreckte Nabelschleife nach vorn um.

Der craniale Schenkel der Nabelschleife zeigt eine einfache nach rechts und unten ausbiegende Schlinge, und erreicht sein Ende an der Abgangsstelle des Ductus omphalo-meseraicus. Es ist nämlich dieser Punkt noch deutlich nachweisbar in Form eines soliden Epithelauswuchses des epithelialen Darmrohres an der ventralen Seite der Nabelschleifenkuppe.

Bis hierher reicht auch die oben beschriebene Entwicklung des mesodermalen Darmantheiles. Bis hierher sieht man nämlich die beiden Zonen und die Anlage der Ringmuskelschicht.

Von hier an ändert sich das Bild dahin, dass die Unterscheidbarkeit der beiden Zonen immer mehr abnimmt, endlich ganz aufhört. Je weiter caudalwärts man den Darm verfolgt, um so mehr verlieren die mesodermalen Kerne die konzentrische Schichtung um das Epithelrohr; schließlich am Enddarm sind die Mesodermzellen vollkommen regellos um den entodermalen Darm gelegen, gerade so wie dies für den RABL'schen Embryo als noch am ganzen Darm vorhanden beschrieben wurde.

Der caudale Schenkel der Nabelschleife zieht ziemlich geradlinig nach hinten und oben, um dann in den Enddarm abzubiegen.

Seine weiteste Stelle ist die Region des Cöcums, das sich in Form einer seichten Aussackung gebildet hat.

Im Übrigen ist das Lumen der gesammten Nabelschleife mittelweit und verengert sich erst im Enddarm.

Der gesammte Darm, mit Ausnahme des Duodenum, hat demnach ein scharf begrenztes, von mehrschichtigem Epithel umgebenes, konzentrisch gestelltes Lumen.

Dieser Embryo, der sich bezüglich seiner Darmentwicklung an

den Embryo KS. anschließt, repräsentirt das Stadium der stärksten Epithelwucherung im Bereiche des Duodenum.

Gleichzeitig zeigt er die ersten Etappen in der Differenzierung des mesodermalen Darmabschnittes.

### VIII. *Embryo humanus.*

Eigenthum des Herrn Prof. SCHAFFER.

Der Embryo hat die größte Länge von 15 mm und Steiß-Nackenlänge von 13½ mm. Er gleicht dem unter Nr. 17 der His'schen Normatafel wiedergegebenen Embryo ziemlich genau.

Der Embryo ist gut konservirt, wurde in eine Horizontalserie von 15  $\mu$  Schnittdicke zerlegt und mit Hämalalaun-Eosin gefärbt.

Da die Verhältnisse des mesodermalen Darmes und die Anordnung des Darmes überhaupt fast vollkommen denen des Embryo S<sub>2</sub> gleichen, soll hier nur der entodermale Darmabschnitt berücksichtigt werden.

Schon in der Gegend des künftigen Pylorus macht sich eine starke Epithelwucherung geltend. Man sieht daselbst bereits zwei Lumina im Epithel. Die Zahl der Lichtungen nimmt unter stetiger Verdickung der Epithelschicht gegen die Mündung des Ductus pancreaticus dorsalis hin zu. Dieser Ductus, dessen Lumen kaum angedeutet erscheint, tritt in Kommunikation mit einem Darmlumen, das aber schon am nächsten Schnitt blind endigt. Der Ductus choledochus, der das Pancreas ventrale aufnimmt, spaltet sich gerade an seiner Mündungsstelle in zwei Lumina. Von diesen endigt eines sofort blind, während das andere noch ein kleines Stück abwärts zu verfolgen ist.

In Fig. 11 sind die beiden Lumina des Ductus choledochus knapp vor seiner Mündung in den Darm zu sehen. Man sieht daselbst auch die zahlreichen theils runden theils unregelmäßig begrenzten Öffnungen im Duodenum. Der in der Zeichnung gerade dem Ductus choledochus gegenüber gelegene größere Spaltraum verschwindet ebenfalls nach einigen Schnitten, die anderen kleineren schon früher.

Um ein besseres Bild von der Anordnung der Hohlräume zu bekommen, fertigte ich ein Plattenmodell dieser Region an und durchschnitt dann das fertige Modell gerade an der Stelle der Mündung des Ductus choledochus. In Fig. 12 ist es wiedergegeben. Man sieht links den frontal gestellten Magen in das Duodenum übergehen. Dieses zeigt an dieser Stelle zwei Lumina. An der Schnitt-

fläche ist das Endstück des Ductus choledochus und sein Mündungsverhältnis in den Darm zu sehen. Hier ist auch das Duodenum längs getroffen und zeigt deutlich die Grenze zwischen Mesoderm und Epithelrohr. In diesem fast soliden Epithelstrang sind einige der allseitig abgeschlossenen kleinen Hohlräume sichtbar.

Dort, wo das Duodenum in Folge der Schnittrichtung rein horizontal getroffen ist, sieht man die epitheliale Hypertrophie besonders gut.

Fig. 13 giebt einen Schnitt durch jene Stelle wieder, welche der zukünftigen Pars descendens duodeni entspricht. Man sieht daselbst die vielfach durchbrochene epitheliale Masse sehr gut, hierbei ist zu bemerken, dass die Zahl der Lumina fast auf jedem Schnitt wechselt, da die meisten dieser Höhlen kaum zwei Schnitte weit reichen.

In der caudal von der gezeichneten Stelle gelegenen Region verschwinden die Lumina immer mehr und mehr; schließlich bleibt höchstens ein ganz feiner kaum sichtbarer Spalt übrig, der durch die Epithelmassen zu führen scheint.

Kurz unterhalb dieser atretischen Stelle, in der Gegend der künftigen Flexura duodeno-jejunalis, erscheint dann wieder ein Lumen, das sich abwärts immer mehr erweitert und dann durch den gesamten Darm verfolgbar bleibt. Bezüglich der übrigen Einzelheiten gleicht dieser Darmabschnitt fast vollkommen dem bei Embryo S<sub>2</sub> beschriebenen.

Der Embryo vergegenwärtigt dieselbe Entwicklungsphase wie S<sub>2</sub>. Es gilt daher bezüglich seiner Stellung das daselbst Angeführte.

### IX. *Embryo humanus.*

Eigenthum des Herrn Dr. OTIS.

Der Embryo hat die größte Länge von 19 mm, ist sehr gut konservirt und in eine Sagittalseihe zerlegt.

Im Bereiche des ganzen Duodenum ist eine deutliche Wucherung der epithelialen Elemente nachweisbar.

Die in den jüngeren Stadien beschriebenen im Epithel befindlichen Lücken erscheinen bedeutend vergrößert, und dadurch die zwischen ihnen befindlichen Epithelbrücken stark verschmälert. Dadurch gewinnt das Duodenum ein sehr eigenthümliches Aussehen, wie es in Fig. 14 wiedergegeben ist. Mitten durch das Duodenallumen zieht ein Epithelbalken, an anderen Stellen auch mehrere, so dass das Duodenum eine entfernte Ähnlichkeit mit einem Gitter



erhält. In Fig. 14 ist das Duodenum am Sagittalschnitt zweimal getroffen; man sieht oben das Lumen der zukünftigen Pars horizontalis superior, unten die Übergangsstelle der Pars descendens in die Pars horizontalis inferior. Am unteren rechten Rand des oberen Querschnittes sieht man den Ductus pancreaticus dorsalis schon in Berührung mit dem Duodenalepithel. Unten zeigt das vielfach durchbrochene Duodenallumen eine deutliche Ausbuchtung nach aufwärts. Es ist dies die Mündung des Ductus choledochus.

Der Charakter der einzelnen Epithelzellen hat sich gegenüber den früheren Stadien nicht geändert, man könnte höchstens sagen, dass die Zellgrenzen etwas deutlicher geworden sind. Die Kerne sind groß und rund geblieben. In vielen sind Kerntheilungsfiguren nachweisbar. Auch an diesem Objekte ist die Zunahme der Epithelzellen in craniocaudaler Richtung noch deutlich sichtbar. Sie kennzeichnet sich vor Allem dadurch, dass die Epithellücken, die im oberen Duodenum schon groß sind, im unteren noch kleiner sind und sich gegen die Flexura duodeno-jejunalis noch verkleinern.

Abgestorbene Epithelzellen, oder Zeichen irgend welcher Rückbildungsvorgänge an den Epithelzellen habe ich nirgends finden können.

An der Flexura duodeno-jejunalis erhält der Darm ein fast kreisrundes weites Lumen, das von einem gleichmäßig dicken mehrschichtigen Epithel begrenzt erscheint.

Am Übergange des Dünndarmes in den Dickdarm wird das Darmlumen bedeutend enger, behält aber dieselben Epithelverhältnisse. Das Cöcum selbst ist ziemlich weit.

Interessant sind die Verhältnisse des Mesoderms.

Im Bereiche des ganzen Dünndarmes ist der mesodermale Abschnitt wieder in zwei Zonen geschieden, wie sie schon früher beschrieben wurden. Die beiden Abschnitte sind aber in diesem Stadium von einander sehr distinkt durch die Farbe unterscheidbar. Während die innere Zone sowohl bei Hämalaun-Eosin-, als auch bei Kongorothfärbung licht bleibt, färbt sich die äußere Zone in beiden Fällen sehr lebhaft. In der inneren Zone erscheinen die Kerne lang, die Bildung der Ringmuskulatur noch weiter vorge-schritten. Hierbei behält das mesodermale Rohr seine runde Form, das heißt es ist noch nicht beteiligt an den durch die Epithelbalken gebildeten Vorsprüngen in das Darmlumen. Nur dort, wo die Drüsenausführungsgänge in den Darm führen, sieht man mesodermale Ausbuchtungen. Ganz anders verhält sich das Mesoderm des Dickdarmes,

es erscheint vollkommen ungegliedert; die Zellen haben alle denselben mesodermalen Charakter, höchstens an der innersten Schicht ist eine mehr konzentrische Stellung der Kerne zu bemerken.

Während die früher besprochenen Stadien eine ständige Zunahme der Duodenalepithelien und damit eine Verengung des Lumens demonstrieren, sehen wir hier ein Stadium, bei welchem es bereits zur Rückbildung gekommen ist; das Duodenallumen ist wieder weiter geworden, das heißt die einzelnen dasselbe vertretenden Lücken sind größer geworden und beginnen zu konfluieren.

Gleichzeitig zeigt sich das erste Auftreten von epithelialen Falten, welche aber noch jeder mesodermalen Grundlage entbehren.

### X. *Embryo humanus* R.

Eigenthum des anatom. Institut Prof. ZUCKERKANDL.

Der Embryo hat die größte Länge von 20 mm und eine Nackensteißlänge von 16 mm. Er gleicht dem Embryo Nr. 23 der His'schen Normatafel. Der Embryo wurde in eine Horizontalserie zerlegt und mit Hämalalaun-Eosin gefärbt.

Das Duodenum zeigt gegenüber dem des 19 mm langen Embryo schon bedeutende Veränderungen.

Die Epithelschicht ist durchaus niedriger geworden; während früher immer mehrere Reihen von Kernen zu zählen waren, gelingt dies an diesem Embryo nicht. Meistens findet man zwei Reihen von Kernen, ja es wird die Frage, ob nicht stellenweise sogar nur ein zelliges Epithel vorhanden ist, kaum beantwortbar erscheinen. Außer dieser quantitativen Abnahme der Epithelien ist auch eine deutliche Veränderung an den Zellelementen konstatirbar. Während früher die Zellen mehr den Charakter eines geschichteten kubischen Epithels hatten, findet man nun die einzelnen Zellen von mehr länglicher Gestalt. Die Zellgrenzen sind viel deutlicher sichtbar; die Kerne sind länglich und liegen circa in der Mitte der Zelle von Basis und Decke der cylindrisch gestalteten Zelle gleich weit entfernt.

Die dem Lumen zugekehrten Zellränder sind lebhaft gefärbt, so dass das Lumen sehr scharf umrandet erscheint. Während früher mehrere Lumina vorhanden waren, existirt jetzt ein einheitliches Lumen, das allerdings vielfach ausgebuchtet erscheint (siehe Fig. 15). Diese Ausbuchtungen verdanken ihre Existenz den Erhebungen des Epithels und stellen nur die zwischen den Falten befindlichen Thäler vor. Die Falten sind längsverlaufend; den größeren primären sitzen

vielfach kleinere, so zu sagen sekundäre Falten auf. Vielfach sind die Längsthäler durch Querthäler verbunden.

Während aber früher an dem Stadium von 19 mm die vorhandenen Epithelbalken oder Epithelwülste einer mesodermalen Grundlage entbehrten, finden wir hier, dass den Falten des Epithels eben solche des Mesoderms entsprechen, dass demnach hier beide Elemente der Darmwand betheiligt erscheinen. Die Entwicklung der inneren mesodermalen Zone ist unterdessen fortgeschritten, sie ist breiter geworden und lässt immer deutlicher die sich aus ihr entwickelnde Ringmuskelschicht erkennen. Mit all diesen Veränderungen geht ein bedeutendes Dickenwachsthum des gesammten Duodenum einher.

Während am 19 mm-Embryo das Duodenum eine durchschnittliche Breite von 250—300  $\mu$  zeigt, gemessen von der Grenze zwischen Epithel und Mesoderm, hat das Duodenum dieses Embryo durchschnittlich 500—600  $\mu$  in der Breite. Es ist also doppelt so breit.

Verfolgt man den Darm nun in caudaler Richtung, so sieht man, dass schon in dem untersten Duodenalabschnitt das Epithel fast den Charakter erlangt hat, den es in dem Stadium von 19 mm zeigte. Es ist deutlich mehrschichtig und mehr kubisch. Im Jejunum-ileum finden wir sporadische längs verlaufende Falten, die an manchen Stellen das Darmlumen fast dreikantig erscheinen lassen.

Das Colon aber ist vollkommen rund, genau so wie an dem 19 mm-Embryo. Man ist nicht im Stande irgend welchen Fortschritt in der Entwicklung dieses Darmabschnittes zu konstatiren. Auch der mesodermale Abschnitt des Darmrohres ist noch ungegliedert.

## XI. *Embryo humanus* Hs<sub>4</sub>.

Eigenthum des Herrn Doc. PETERS.

Der Embryo hat die größte Länge von 21,6 mm, ist gut konservirt und in eine Horizontalserie zerlegt. Das gesammte Duodenum dieses Embryo besitzt ein vielfach verzweigtes Lumen. Diese Verzweigungen rühren von den an der inneren Darms Oberfläche sich aufwerfenden Falten her. Diese verhalten sich so wie sie schon beim Embryo R beschrieben wurden.

Auch bezüglich der Epithelverhältnisse und der Entwicklung des mesodermalen Darmrohres gleicht dieser Embryo fast vollkommen dem Embryo R, so dass von einer genaueren Beschreibung abgesehen werden kann.

### Zusammenfassung.

In dem Vorhergehenden wurden Entwicklungsstadien des menschlichen Duodenum ca. vom 30. bis 60. Tage seiner Entwicklung berücksichtigt, eine Epoche, welche, wie einleitend dargethan wurde, bei der Entwicklungsgeschichte des Darmes in der Litteratur unberücksichtigt blieb. Es liegt diese Entwicklungszeit gerade vor jenem Stadium, in welchem sich die Ontogenese der Darmzotten und Falten abspielt und welche Gegenstand vielfacher Untersuchungen war, wenn sich auch alle diese Untersuchungen fast gar nicht mit dem menschlichen Embryo beschäftigen und auch bei Thieren nicht mit dem Duodenum.

Wenn ich auch in erster Linie nur das menschliche Duodenum berücksichtigt habe, so möchte ich dennoch nicht unerwähnt lassen, dass ich fast genau dieselben Vorgänge beim Duodenum der embryonalen Ratte und des Meerschweines zu beobachten Gelegenheit hatte, so dass die hier beschriebene Eigenthümlichkeit gewiss nicht eine für den Menschen spezifische darstellt.

Vorübergehende epitheliale Verklebungen oder kurz dauernde epitheliale Verschlüsse röhrenförmiger Gebilde in der Entwicklung einzelner Organe sind ja hinlänglich bekannt. Ich brauche nur an die Trachea oder den Ösophagus zu erinnern. Es wäre demnach nicht zu verwundern, wenn an einer Stelle des Darmrohres ein solcher verübergehender Verschluss zu Stande käme. Dieser Verschluss findet aber dadurch Interesse, dass er innerhalb einer und derselben Entwicklungsperiode sich regelmäßig und konstant an derselben Stelle vorfindet, so dass man ihn nicht als ein gelegentliches Vorkommnis, sondern als eine physiologische Erscheinung betrachten muss.

In der früher aufgestellten Tabelle sind die Embryonen einfach nach dem numerischen Längenmaß geordnet, und entsprechend dieser Tabelle fand auch die Aufnahme der Einzelbefunde statt. Bei der näheren Prüfung dieser Einzelbefunde aber ergiebt sich, dass die untersuchten Embryonen bezüglich des Entwicklungszustandes des Duodenum eine fortlaufende Reihe von Stadien repräsentiren, wobei allerdings eine Umstellung der Reihenfolge der Stadien nöthig ist. Von dem Gesichtspunkte der Duodenalentwicklung würden sich die Embryonen wie folgt an einander reihen lassen:



- |     |                |                  |                                 |
|-----|----------------|------------------|---------------------------------|
| 1)  | Embryo humanus | Chr <sub>1</sub> | (Prof. HOCHSTETTER)             |
| 2)  | -              | -                | — (Doc. Dr. RABL)               |
| 3)  | -              | -                | K. (Prof. KOLLMANN)             |
| 4)  | -              | -                | B. ( \ - - )                    |
| 5)  | -              | -                | P <sub>1</sub> ( - HOCHSTETTER) |
| 6)  | -              | -                | K.S. (anatom. Institut)         |
| 7)  | -              | -                | S <sub>2</sub> ( - - )          |
| 8)  | -              | -                | — (Prof. SCHAFFER)              |
| 9)  | -              | -                | — (Dr. OTIS)                    |
| 10) | -              | -                | R. (anatom. Institut)           |
| 11) | -              | -                | Hs <sub>4</sub> (Dr. PETERS).   |

So an einander gereiht, ergeben diese embryonalen Stadien Folgendes: an den beiden jüngsten (Embryo Chr<sub>1</sub> und Embryo RABL) ist das Duodenallumen noch vollkommen weit durchgängig. Am Embryo K finden wir schon Zunahme der epithelialen Elemente mit auffälliger Verengerung des Duodenallumens. An den Embryonen B und P<sub>1</sub> hat diese Erscheinung noch weiter zugenommen und erreicht ihren höchsten Grad bei den Embryonen K.S, S<sub>2</sub> und Embryo SCHAFFER. An dem Embryo OTIS sehen wir die Rückbildung eingetreten, an den Embryonen R und Hs<sub>4</sub> schon durchgeführt.

Wir können demnach sagen, dass vom 30. Tage der Entwicklung im Bereiche des menschlichen Duodenum es zu einer Neubildung der Epithelien kommt, welche, immer weiter fortschreitend, schließlich zu mehr oder minder vollkommenem Verschluss des Darmlumens führt. Dieser Verschluss ist in der Mitte des Spatiums zwischen 30 und 60 Tagen am vollkommensten und bildet sich von diesem Zeitpunkte an wieder zurück. Mit dem 60. Tage der Entwicklung ist der Process abgelaufen.

Die überraschende Thatsache, dass es normaler Weise im Bereiche des Duodenum zu einem Verschluss kommt, bewog mich naturgemäß, für diese Erscheinung eine plausible Erklärung zu finden.

Dabei fiel mir auf, dass zwischen der Zunahme der epithelialen Elemente und der Erweiterung der Lichtung des mesodermalen Darmrohres eine bedeutende Inkongruenz statt hat.

Beim Messen des mesodermal begrenzten Darmlumens ergab sich Folgendes:

Bei dem Embryo RABL betrug der Durchmesser des mesodermalen Duodenalrohres an der Mündung des Ductus choledochus ca. 100  $\mu$ .

Bei dem Embryo KS. und S<sub>2</sub> 150  $\mu$ .

Bei dem Embryo OTIS 300  $\mu$ .

Bei dem Embryo R 600  $\mu$ .

Man ersieht daraus, dass das mesodermale Darmrohr von ca. 7 bis zu ca. 15 mm größter embryonaler Länge nur beiläufig um 50  $\mu$  in die Breite wächst, während es von 15—19 mm um das Doppelte und bis zu 20 mm um das Vierfache wächst. Selbst nach Berücksichtigung der individuellen embryonalen Variationsbreite in der Entwicklung der einzelnen Organe bleibt es klar, dass das mesodermale Darmrohr erst ziemlich spät ausgiebig zu wachsen beginnt, während die entodermalen Darnelemente in lebhafte Proliferation gerathen. Aus dieser zeitlichen Differenz ergibt sich, wie ich glaube, die Thatsache, dass das relativ enge mesodermale Rohr durch die relativ früh beginnende epitheliale Proliferation verschlossen wird. Mit dem später auftretenden Breitenwachsthum des mesodermalen Darmrohres löst sich die epitheliale Occlusion, da die vorhandenen Epithelien nun, wie ich glaube, zur Bekleidung des um bedeutend verbreiterten Rohres nöthig sind. Nur so konnte ich es mir erklären, dass in den späteren Stadien keine Reste der früheren epithelialen Hypertrophie in Form von Zelleichen auffindbar sind.

Die von SCHIRMAN einleitend citirten Befunde oder ähnliche konnte ich am menschlichen Duodenum nicht machen.

In allen zur Untersuchung gelangten Stadien war das Epithel mehrschichtig mit Ausnahme des letzten, wo sich bereits an einzelnen Stellen einschichtiges Epithel auf der Höhe der längsverlaufenden Falten nachweisen ließ.

Das Epithel selbst ist in frühen Stadien kubisch, auf lebhafte Proliferation deuten die vielen Mitosen, in den älteren Stadien nimmt es immer mehr und mehr den Charakter des Cylinderepithels an. Durch die lebhafte Proliferation des Epithels wird das Lumen des Darmes immer mehr eingeengt, verschwindet endlich ganz und wir finden an seiner Stelle eine Reihe von epithelialen Lücken, ohne dass eine von diesen Lücken dem Duodenallumen als homolog bezeichnet werden könnte. Diese Lücken werden später größer, die zwischen ihnen befindlichen epithelialen Balken schmaler, bis endlich durch Konfluenz der Lücken ein vielfach verzweigtes, aber einheitliches Lumen erscheint.

Die epitheliale Differenzirung des Darmes beginnt am Pylorus und geht in cranio-caudaler Richtung vor sich, sie erreicht hierbei das Caudalende des Duodenum zu einer Zeit, wo das mesodermale

Rohr schon hinlänglich weit ist. Hierbei kommt es wieder zuerst im cranialen und erst später im caudalen Theile der Nabelschleife zur epithelialen Proliferation.

Innerhalb der hier berücksichtigten Stadien ruht z. B. das Epithel caudal vom Cöcum vollständig.

Ähnlich wie der epitheliale Darmabschnitt verhält sich der mesodermale. Auch er differenziert sich in cranio-caudaler Richtung. Hierbei bleibt der caudale Darmabschnitt im Breitenwachsthum bedeutend zurück. Während z. B. das Duodenum von einem Durchmesser von  $100\ \mu$  bis zu einem solchen von  $600\ \mu$  wächst, zeigt das künftige Colon am Embryo R, gemessen an der Flexura coli sin., erst einen Durchmesser von nur  $100\ \mu$ .

Am mesodermalen Darmabschnitt findet man Anfangs vollkommen regelloses mesodermales Gewebe, vom Duodenum bis zum Enddarm. Der Enddarm bleibt innerhalb der hier besprochenen Periode in diesem Zustand. Später findet man, wieder zuerst am Duodenum, eine konzentrische Stellung der Kerne der innersten Mesodermzellen, welche allmählich nach außen zunimmt, so dass bald zwei Zonen zu unterscheiden sind, eine innere, meist schwach tingirte, konzentrisch gestellte und eine äußere, meist stärker tingirte, mit dem ursprünglichen Charakter des Mesoderm. An der Grenze beider Zonen findet man nun in späteren Stadien eine Verschmälerung der Zellen und Verlängerung der Kerne, hier entwickeln sich die ersten Anfänge der cirkulären Darmmuskulatur. Diese Differenzirung geht, wie schon erwähnt, in cranio-caudaler Richtung vor sich, so dass z. B. am Duodenum bereits die Anlage der cirkulären Muskulatur, an dem tiefer liegenden Darmabschnitte Differenzirung der zwei Zonen, während am Ende des cranialen Schenkels der Nabelschleife erst konzentrische Stellung der Kerne zu sehen ist.

Erst in den letzten Stadien treten wieder im Bereiche des cranialen Dünndarmabschnittes epitheliale Falten auf, welche Anfangs der mesodermalen Grundlage vollständig entbehren. Erst später wächst das Mesoderm in diese epithelialen Ausbuchtungen hinein. Erst damit beginnen auf den Höhen dieser Falten die bereits cylindrisch gewordenen Epithelien einschichtig zu werden, und erst jetzt kann man von der Entwicklung der Zotten und Falten sprechen.

Da nach dem bisher Gesagten die Durchgängigkeit des Duodenum mit der Lösung der das Darmlumen verstopfenden Epithelmassen einhergeht, bot sich mir von selbst die Frage, was eigentlich

eintreten müsste, wenn dieser sich regelmäßig abspielende Vorgang in dem einen oder dem anderen Falle unterbliebe. Dies führte mich auf das Studium der angeborenen Darmatresien überhaupt, vor Allem aber der Duodenalatresien. Da mir eigenes Material fehlte, versuchte ich das bisher in der Litteratur aufgehäuften casuistischen Material zu sichten und kritisch zu prüfen, insbesondere auf die diesen Processen zu Grunde liegenden ätiologischen Momente.

Die Vorstellung, dass die unterbleibende Lösung der hypertrophischen Duodenalepithelien ein ätiologisches Moment für die Duodenalatresie abgebe, gewann hierbei immer mehr und mehr Wahrscheinlichkeit für sich.

Die litterarischen Angaben zu sammeln und zu sichten, war in Folge des casuistischen Charakters derselben eine ziemlich mühevoll Aufgabe. Ich will gleich hier betonen, dass mir eine Reihe von Originalien überhaupt unzugänglich waren und dass ich trotz der größten Sorgsamkeit wohl den einen oder anderen Fall übersehen haben kann. Es sollen ferner hier nur die auf das Duodenum bezüglichen Fälle von Atresien genauere Berücksichtigung finden, die anderen Atresien des Darmes sollen nur, so weit es das statistische Interesse erheischt, angeführt werden. Die Atresien des Anus gehören außerhalb des Kreises dieser Betrachtung.

Die angeborenen Oclusionen des Darmes gehören, trotz der relativ großen Zahl der von mir zusammengestellten Fälle (94), doch eigentlich zu den seltenen Formen der angeborenen Missbildungen. Dies geht schon aus den von THEREMIN gegebenen statistischen Daten hervor. Dieser Autor fand beispielsweise unter den im Zeitraume von elf Jahren im Wiener Findelhause aufgenommenen 111 451 Kindern nur zwei Fälle von Darmocclusion beschrieben, während unter den im Petersburger Findelhause aufgenommenen 150 000 Kindern sich 9 mit Oclusio intestini vorfanden.

|                          |        |              |    |                 |
|--------------------------|--------|--------------|----|-----------------|
| Im Jahre 1861            | zählte | HIRSCHSPRUNG | 24 | Fälle,          |
| -                        | -      | 1864         | -  | FIEDLER 28 -    |
| -                        | -      | 1882         | -  | SILBERMANN 57 - |
| -                        | -      | 1883         | -  | GÄRTNER 63 -    |
| -                        | -      | 1896         | -  | HECKER 82 -     |
| -                        | -      | 1891         | -  | SCHLEGEL 89 -   |
| Ich selbst zählte bisher |        |              | 94 | -               |

Aus dem Umstande, dass SCHLEGEL im Jahre 1891 schon 89 Fälle erwähnt, während HECKER 1896 nur 82 Fälle zählt, ist deutlich zu



entnehmen, wie schwierig die Zusammenstellung der diese Frage betreffenden Litteratur ist.

Schon THEREMIN kennt zwei Prädispositionsstellen der angeborenen Dünndarmocclusion, das Duodenum und das Ende des Ileum.

Unter den von SILBERMANN zusammengestellten 57 Fällen figuriren 24 als Occlusionen des Duodenum, 33 als solche des Jejunum-Ileum, so dass ca. 42% auf den Zwölffingerdarm entfallen würden.

Unter den 89 Fällen, die SCHLEGEL zusammenstellt, sitzt 29mal die Occlusio im Duodenum, 54mal im Jejunum-Ileum und 6mal im Colon.

Bei den von mir zusammengestellten Fällen liegt die Atresie 33mal im Duodenum, 55mal im Jejunum-Ileum und 6mal im Colon.

Wenn wir von den 6 Fällen, die den Dickdarm betreffen, absehen, so stellt sich das Verhältnis derart, dass 37,5% aller den Dünndarm treffenden Atresien im Duodenum lokalisiert sind, während auf den gesamten übrigen Dünndarm, das ist Jejunum-Ileum, 62,5% entfallen.

Es wäre demnach die Wahrscheinlichkeit, dass eine im Dünndarm vorhandene Atresie ihren Sitz im Duodenum hat, etwas mehr als 1 : 2.

Dieses an und für sich schon eigenthümliche Verhältnis gewinnt noch an Auffälligkeit, wenn man Duodenum und Jejunum auf eine Größe reducirt.

VIERORDT bestimmt in seinen Tabellen die Länge des gesamten Dünndarm mit 5,3 m.

Ich habe nun einige Duodena von Neugeborenen gemessen und die durchschnittliche Länge von ca. 15 cm feststellen können.

Wenn man nun diese beiden Längenmaße, die des Gesamtdünndarmes und die des Duodenum in Rechnung zieht, so ergibt sich, dass die Wahrscheinlichkeit, dass eine Atresie des Dünndarmes nach der vorliegenden Statistik im Duodenum und nicht im Jejunum-Ileum liegt, beiläufig 39,6mal so groß ist. Es ist ja von vorn herein klar, dass man die beiden Darmstücke auf eine Einheit reduciren muss, da ja das häufigere Vorkommen einer und derselben Missbildung auf einem größeren Territorium als auf einem kleineren Niemanden überraschen wird.

Nach all dem Gesagten muss man wohl folgern, dass gerade das Duodenum eine besondere Prädisposition für die angeborene Atresie besitze.

Wenn sich demnach nachweisen ließe, dass in der Entwicklung der Duodenalmucosa Eigenheiten vorhanden wären, die dem übrigen

Darm in seiner Entwicklungsgeschichte fehlen, so könnte man a priori gerade diese Eigenheiten als prädisponirende Momente in Rechnung ziehen.

Bevor wir aber auf die hierdurch gegebene Erklärung der Ätiologie der Duodenalatresien des Näheren eingehen, wird es sich empfehlen, die bisher gültigen Hypothesen über diesen Gegenstand zu besprechen.

Die Zahl der hypothetischen Gründe, welche zur Erklärung der Darmatresien ins Feld geführt werden, ist ziemlich groß.

Von einigen derselben können wir wohl von vorn herein vollkommen absehen, theils weil sie nur zur Erklärung eines Falles verhelfen können, theils weil sie doch etwas zu weit hergeholt sind.

WIEDERHOFER findet z. B. in seinem Falle einen das Darmlumen verlegenden Tumor, FORER sieht mangelnde Gallensekretion, PREUSS gar psychische Erregungen der Mutter, HESS Druck des Mesocolon transversum als ätiologisches Moment an.

AHLFELD erklärt die Atresie seines Falles als durch Persistenz des Ductus omphalo-meseraicus herbeigeführt. Andere Autoren sind der Ansicht, dass eine Inguinalhernie, die Ateria omphalo-meseraica, amniotische Fäden oder Thrombose der Arteria meseraica superior den Grund für die Atresie des Darmes abgeben.

Die von SCHANZ gegebene Erklärung der Atresie in der Ileo-cöcalgegend wurde von KEIBEL gebührend zurückgewiesen.

Die beiden gewöhnlichsten Ätiologien der Atresie aber sind die Achsendrehung und die Peritonitis.

Für diese beiden setzen sich eine große Reihe von Autoren ein, z. B. STREUBEL, EPSTEIN, SOYKA, SILBERMANN, GÄRTNER, THEREMIN, FIEDLER, KÜTTNER und Andere.

Bezüglich dieser beiden ätiologischen Momente wäre nun Folgendes zu sagen:

Einige Autoren behaupten, dass beim Fötus Peritonitiden verlaufen können, ohne die gewöhnlichen Veränderungen zurückzulassen, so dass man auch in solchen Fällen, wo diese Zeichen nicht vorhanden sind, fötale Peritonitis als Ätiologie ansehen könne.

Umgekehrt halten manche Autoren die Peritonitis nicht als das Primäre, sondern als das Sekundäre, als durch die Atresie herbeigeführt, während von manchen Seiten es sehr angezweifelt wird, dass Peritonitis jemals zur Atresie führen könne. Ähnlich sind auch die Verhältnisse bei der Achsendrehung. Auch hier wird die Möglichkeit, dass diese zur Atresie führen könne, angezweifelt.

Nimmt man selbst diese Möglichkeit an, so finden sich in den vorliegenden Abhandlungen nur wenig Fälle, in denen die Achsendrehung thatsächlich eine solche ist, dass sie zur Atresie führen könnte. Die Achsendrehung im Bereiche des Jejunum-ileum kann doch nicht als ätiologisches Moment für die Atresie des Duodenum angeführt werden.

Wir finden nun, dass relativ die meisten Atresien gerade an einer Stelle sitzen, die für Achsendrehung am wenigsten disponirt ist, da sie das kürzeste Gekröse besitzt.

Das Duodenum mit seinem schmalen, sehr bald sekundär verlöthetem Mesenterium wird dem ätiologischen Momente der Achsendrehung wohl am seltensten zugänglich sein und besitzt dennoch die größte Zahl von Atresien.

Ich glaube daher, dass sowohl die Peritonitis als auch die Achsendrehung des Darmes wohl nur selten, ja vielleicht gar nie die Ätiologie für die Atresia duodeni abgeben können.

Wenn man nun die Thatsache im Auge behält, dass einerseits die epitheliale Occlusion des Duodenum ein normales Vorkommnis darstellt, dass aber andererseits gerade an dieser Stelle sich am häufigsten die pathologische angeborene Occlusion des Darmes abspielt, so scheint die Frage nicht unberechtigt, ob nicht die beiden Processe mit einander zusammenhängen, das heißt, ob sie sich nicht wie Ursache und Wirkung zu einander verhalten.

Es wäre nicht unmöglich, dass in seltenen Fällen die physiologische Atresie perseverirt und sich in eine angeborene verwandelt.

Es ist mir klar, dass die hier angeführte Ansicht nicht über das Gebiet der Hypothese hinausgeht und auch nicht hinausgehen soll. Doch glaubte ich sie hier anführen zu können, da, wie REMAK sagt: im Gebiete der Entwicklungsgeschichte die lockerste gedankenmäßige Verbindung der Thatsachen, sofern sie gegen die Beobachtung nicht verstößt, immer vorzuziehen ist der gedankenlosen Entsagung, die sich mit der nackten Aufzeichnung der Wahrnehmung genügt; wo sie nicht befriedigt, wirkt sie wenigstens befruchtend.

---

## Litteraturverzeichnis.

---

- KÖLLIKER, ALBERT, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. II. Aufl. Leipzig 1879.
- HERTWIG, O., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. VI. Aufl. Jena 1898.
- KÖLLIKER, A., Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. II. Aufl. Leipzig 1884.
- SCHULTZE, O., Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugethiere. Leipzig 1897.
- KOLLMANN, J., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena 1898.
- SEDGWICK, MINOT, Human Embryology. New York 1892.
- PATZELT, VICTOR, Über die Entwicklung der Dickdarmschleimhaut. Sitzungsber. der kais. Akademie der Wissenschaften. Wien 1882.
- SCHIRMAN, DARIA, Über die Rückbildung der Dickdarmzotten des Meerschweinchens. Verhandlungen der physik.-med. Gesellschaft zu Würzburg. N. F. Bd. XXXII. 1898.
- VOIGT, JULIUS, Beitrag zur Entwicklung der Darmschleimhaut. Anatom. Hefte. Bd. XII. Wiesbaden 1899.
- BERRY, JOHN M., On the Development of the Villi of the Human Intestine. Anatom. Anzeiger. Bd. XVII. Jena 1900.
- SILBERMANN, Über Bauchfellentzündung Neugeborener. Jahrbuch für Kinderheilkunde. 1882.
- SCHLEGEL, J., Zur Kasuistik des angeborenen Darmverschlusses. Inaug.-Diss. Bern 1891.
- RATZ, KARL, Ein Beitrag zur Kasuistik der congenitalen Occlusionen des Dünndarmes. Inaug.-Diss. Erlangen 1899.
- THEREMIN, Über congenitale Occlusionen des Dünndarmes. Deutsche Zeitschr. für Chirurgie. 1877.
- GÄRTNER, FRIEDR., Multiple Atresien und Stenosen des Darmes etc. Jahrb. für Kinderheilkunde. Bd. XX.
- HIRSCHSPRUNG, Inaugural-Dissertation. SCHMIDT's Jahrbuch. Bd. CXVII.
- TOBEITZ, AD., Zwei Fälle von angeborener Atresie des Ileum. Archiv für Kinderheilkunde. Bd. VII.
- HECKER, TH., Zur Frage über die congenitale Darmocclusion. St. Petersburger med. Wochenschrift. Jahrg. 21.
- BORN, H., Ein seltener Fall von angeborener Atresie. Inaug.-Diss. Breslau 1887.

Hierzu noch eine Reihe von Publikationen über die angeborenen Atresien des Darmes, von deren genauerer Angabe abgesehen werden kann.

---



## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XI und XII.

- Fig. 1. Embryo B. *D.p.a* Ductus pancreaticus accessorius, *D* Duodenum, *D.ch* Ductus choledochus.
- Fig. 2. Embryo B (auf Fig. 1 folgender Schnitt). *D* Duodenum (lumenlos), *D.ch* Ductus choledochus.
- Fig. 3. Embryo B (auf Fig. 2 folgender Schnitt). *D* Duodenum, *D.ch* Ductus choledochus an seiner Mündung getroffen.
- Fig. 4. Embryo K. *D.D* Duodenum zweimal getroffen, *D.ch* Ductus choledochus unmittelbar vor der Mündung, *D.p.a* Ductus pancreaticus an der Mündungsstelle.
- Fig. 5. Embryo K (auf Fig. 4 folgender Schnitt). *D* Duodenum, *D.ch* Ductus choledochus an der Mündungsstelle.
- Fig. 6. Embryo P<sub>1</sub>. Übersichtsbild. *D* Duodenum, *D.ch* Ductus choledochus, *P* Pankreas, *L* Leber, *O* Netzbeutel, hinter dem Pankreas die Vena omphalo-meseraicus.
- Fig. 7. Embryo P<sub>1</sub>. Durchschnitt durch das Duodenum in Fig. 6 bei starker Vergrößerung.
- Fig. 8. Embryo S<sub>2</sub>. Schnitt durch das Duodenum an der Mündungsstelle des Ductus pancreaticus dorsalis. *D.p.d* Ductus pancreaticus dorsalis.
- Fig. 9. Embryo S<sub>2</sub>. Übersichtsbild. *D* Duodenum, *L* Leber, *O* Netzbeutel, *V.o.m* Vena omphalo-meseraica, hinter *V.o.m* die Arteria omphalo-meseraica.
- Fig. 10. Embryo S<sub>2</sub>. Duodenum aus Fig. 9 bei starker Vergrößerung. *A.o.m* Arteria omphalo-meseraica.
- Fig. 11. Embryo SCHAFFER. *D* Duodenum, *D.ch* Ductus choledochus mit zwei Lumina.
- Fig. 12. Modell des Embryo SCHAFFER. *M* Magen, *D.ch* Ductus choledochus, *D* Duodenum. Die beiden dunklen Kontouren auf der Schnittfläche zeigen die Grenze des epithelialen Darmrohres an.
- Fig. 13. Embryo SCHAFFER. Durchschnitt durch das Duodenum unmittelbar oberhalb der zukünftigen Flexura duodeno-jejunalis.
- Fig. 14. Embryo OTIS. Sagittalschnitt. *D<sub>1</sub>* Duodenum pars horizontalis superior, *D.p.d* Ductus pancreaticus dorsalis, *D.ch* Ductus choledochus an seiner Mündungsstelle, *D<sub>2</sub>* Duodenum.
- Fig. 15. Embryo R. Horizontalschnitt durch das Duodenum.

# Der kurze Kopf des Musculus biceps femoris und der Tenuissimus.

Ein stammesgeschichtliches Problem.

Von

**Prof. Hermann Klaatsch,**

Heidelberg.

---

Mit Tafel XIII—XIV.

---

## Einleitung und Fragestellung.

Wenn ich im Folgenden die Aufmerksamkeit der Fachgenossen auf den Musculus biceps femoris der Säugethiere lenken möchte, so geschieht es desshalb, weil sich an das sogenannte Caput breve dieses Muskels Fragen knüpfen, die von allgemeinerem Interesse sind, zugleich aber auch der Beantwortung nicht unbeträchtliche Schwierigkeiten entgegensetzen. Erst kürzlich wurde in diesem Jahrbuch von BOLK geäußert, dass die Herkunft des »kurzen Kopfes« noch in völliges Dunkel gehüllt sei. Derselbe Autor versucht eine Lösung des Problems, und zwar auf Grund einer Varietät des Biceps femoris, welche er bei einem Orang zu beobachten Gelegenheit hatte.

Auf diesen einen Fall hin glaubt BOLK eine Entscheidung über die Richtigkeit der verschiedenen Meinungen herbeiführen zu können, welche ihm aus der Litteratur bekannt sind, nämlich diejenigen von KOHLBRÜGGE und K. RANKE (jun.). Nicht bekannt wurden ihm die zum Theil vortrefflichen Äußerungen, welche EISLER über diesen Gegenstand gethan hat.

Überblickt man die bisher vorgebrachten Ansichten, so besteht zwischen allen Autoren unbedingte Übereinstimmung in dem Punkte, dass der kurze Kopf des Biceps vom langen Kopfe genetisch verschieden ist. Die Innervation aus der Pars peronea des Ischiadicus

lässt das Caput breve als etwas der Beugemuskulatur Fremdes erscheinen. In diesem Sinne hatte sich schon WELCKER geäußert und hierin sind ihm Alle gefolgt. Nun aber erhebt sich die Frage, von wo aus denn sich der kurze Bicepskopf der Flexorengruppe beigesellt habe. Beide hierin denkbare Möglichkeiten haben ihre Vertreter gefunden: Entweder besteht ein genetischer Zusammenhang mit der Glutealgruppe, oder aber der Muskel ist von der distalen Seite her aus der Peronealmuskulatur auf den Oberschenkel übergewandert.

Als Vertreter der ersten Richtung müssen wir vor Allem K. RANKE (jun.) anführen. Er untersuchte die Befunde bei Anthropoiden, besonders bei *Hylobates*, sowie an menschlichen Neugeborenen. An einem Objekt letzterer Art gelang es ihm den Peronealast des kurzen Bicepskopfes aufwärts zu verfolgen in den Plexus ischiadicus hinein, und so konnte er die Beziehung dieses Muskelastes zum N. gluteus inferior nachweisen. Auf diesem Wege zeigte K. RANKE die Zugehörigkeit zur Glutealgruppe und versuchte den kurzen Bicepskopf »seiner merkwürdig einsamen morphologischen Stellung zu entkleiden«.

Zu ähnlichem Resultate ist EISLER gelangt, dessen Untersuchungen von K. RANKE nicht citirt werden, die ihm also wahrscheinlich (eben so wie BOLK!) unbekannt geblieben sind. Die allerdings ziemlich kurz gehaltenen Äußerungen EISLER's über den Biceps femoris gehören zum Besten, was bisher vorgebracht worden ist.

»Der kurze Kopf ist in der That ein Derivat der dorsalen Gliedmaßenmuskulatur und erst sekundär in Verbindung mit dem funktionell sehr nahestehenden langen Bicepskopf getreten.«

Aus EISLER's Worten blickt deutlich seine Anschauung hindurch, dass der kurze Bicepskopf nicht etwa eine Erwerbung der höchsten Primaten sei, sondern dass diese nur im Besitz einer Einrichtung geblieben seien, die bei anderen Formen verloren wurde. Leider verfolgt er diesen, zweifellos überaus interessanten Gedanken nicht weiter und zieht nicht die Konsequenzen, die sich aus einer solchen ganz neuen Betrachtungsweise ergeben. Er begnügt sich damit, den kurzen Bicepskopf in Beziehung zu bringen mit dem Femoro-fibularis longus der urodelen Amphibien, »der distal von dem Trochanter major entspringt, sich breit an die distalen drei Viertel der freien Fibulakante ansetzt und von einem zum Theil dem N. peroneus der Säuger entsprechenden Nerven versorgt wird«. Wie dieser, so lag auch nach EISLER's Meinung der kurze Bicepskopf einst oberflächlich und wurde

erst durch eine Verschiebung der Lage des sog. langen Kopfes verdeckt. Dieser Flexorentheil wäre also der Eindringling und nicht der kurze Kopf, der vielmehr als ein alter in loco gebliebener Rest zu beurtheilen wäre. EISLER hält es für wahrscheinlich, dass die bei vielen Säugethieren erfolgte Rückbildung des kurzen Kopfes durch die Konkurrenz bedingt sei, welche ihm der funktionell ganz ähnliche, an Masse aber überwiegende lange Kopf bereitet habe.

EISLER glaubt sogar, ein »Homologon« — d. h. Rudiment des kurzen Kopfes bei niederen Säugethieren gefunden zu haben, die ja bekanntlich im Allgemeinen keinen *Biceps femoris* aufweisen. Die überwiegende Mehrzahl derselben besitzt an der Außenseite des Oberschenkels einen mächtigen »Flexor cruris lateralis«, welcher vom Tuber ischii entspringt, hier mit den anderen Beugern, besonders *Semitendinosus* in direktem Zusammenhang steht, und sich zu einer dreieckigen Platte ausbreitend, theils am Oberschenkel, in dessen *Fascia lata*, in der Kapsel des Kniegelenkes und am proximalen Theile des Unterschenkels auf der fibularen Seite inserirt. Die Innervation dieses Muskels aus dem tibialen Theile des N. ischiadicus begründet seine Homologie mit dem langen *Biceps*kopfe, die bisher in keiner Weise bezweifelt worden ist. Über das Descriptive dieses Zustandes, der sich mit geradezu ermüdender Eintönigkeit bei Beuteltieren, Prosimiern, Insectivoren, Carnivoren, Hufthieren, Nagern etc. wiederholt, sind wir durch zahlreiche Arbeiten orientirt, und namentlich haben die Engländer in neuerer Zeit diese Dinge ausführlich behandelt, ohne jedoch einer eingehenden morphologischen Kritik der Befunde Rechnung zu tragen (MACALISTER, MACCORMICK, HAUGHTON, PARSONS). Vor Allem haben sie es unterlassen, die ganz auffallende Differenz dieses allgemeinen niederen Säugethierzustandes von dem der höchsten Primaten irgendwie zu beleuchten und aufzuklären. Und dennoch war dies dringend geboten. Eine unbefangene Betrachtung des so weit verbreiteten Thatbestandes, der ja bekanntlich sogar für die Mehrzahl der Affen noch Geltung hat, kann sehr wohl zu der Anschauung führen, dass man in diesem »niederen«, relativ »einfachen« Zustande, wo nur der »lange Kopf« existirt, auch tatsächlich das »Primitive« zu erblicken habe, dass somit der kurze Kopf von der proximalen oder distalen Seite sich unter den langen Kopf geschoben und eine Reduktion desselben veranlasst habe.

Das entspräche doch am meisten der geltenden Anschauung von der Stellung der Formen im Stammbaum der Säugethiere, wohingegen die andere Auffassung auf den ersten Blick sehr befremden



muss, nämlich diejenige, dass z. B. ein Beutelthier, wie Phalangista, dass Hund, Kaninchen, niedere Affen, etwa die Paviane, alle ursprünglich in ihrer Vorfahrenreihe eines Zustandes sich erfreuten, wo ihnen ein wohlausgebildetes Homologon des kurzen Bicepskopfes zukam, eines Zustandes also, der ihre Vorfahren den höchsten Primaten und dem Menschen in auffälliger Weise näher brächte. Die ganze »Einfachheit« der niederen Säugethiere in diesem Punkte wäre also als sekundär zu beurtheilen!

Einer solchen Auffassung der Sachlage wird man sich mehr und mehr zuneigen müssen, je tiefer man in den Gegenstand eindringt. Nicht nur die negative Seite, das völlig vergebliche Bemühen, den »niederen« Zustand in den höheren überzuführen, muss in hohem Grade enttäuschen und den Wunsch nach einer anderen Lösung des Problems erwecken, nein, auch im positiven Sinne liegen That-sachen und Beobachtungen vor, die uns zu der Annahme einer Reduktion des kurzen Kopfes bei der Mehrzahl der Säugethiere drängen.

Die oben citirten englischen Forscher haben auf Beziehungen des Flexor cruris lateralis der niederen Säuger zur dorsalen Muskulatur hingewiesen, durch welche das »Fehlen« eines kurzen Kopfes sich in neuem Lichte zeigt. Bei zahlreichen Formen treten accessorische Muskelbündel auf, welche theils von der dorsalen Caudalmuskulatur, theils von den Gluteen aus zum Flexor cruris lateralis, sowie auch zu den ihm oft noch eng verbundenen anderen Flexoren, dem Semitendinosus, gelangen. Die Inscriptio tendinea dieses Muskels ist ja bekanntlich ein uraltes Erbstück aus der Zeit, wo eine mächtige caudofemorale Muskelmasse in senkrechter Richtung auf die Flexoren auftraf (cf. auch EISLER, pag. 123). Solche Caudalverbindungen sehen wir bei niederen Säugern und zwar in doppelter Form erhalten.

Erstens finden sich oberflächlich verlaufende, von den ersten Caudalwirbeln theils zum Flexor cruris lateralis, theils zum Semitendinosus (und zwar auch hier noch zur Inscriptio!) gelangende Muskelbündel, welche bei Beutelthieren, Carnivoren u. a. angetroffen werden.

CUNNINGHAM fasst bei Cuscus diese Caudalpartien als zweiten Kopf des Flexor cruris lateralis auf, der im Übrigen vom Tuber ischii entsteht. Wenn er daraufhin den Muskel als »Biceps« bezeichnet, so ist damit einer bedenklichen Namenverwirrung Vorschub geleistet, denn diese »Zweiköpfigkeit« hat mit der der höheren

Formen nichts gemein. Diese caudofemorale Bündel haben mit dem »kurzen Kopf« des Biceps sicher nichts zu thun<sup>1</sup>.

Anders steht es mit der zweiten Art einer tieferen, theils von der Cauda, theils von der Fascie des Gluteus, theils von der Insertion dieses Muskels am Femur entspringenden accessorischen Muskelbündels, welches sich dem Flexor cruris zugesellt. HAUGHTON hat ihn als *Accessorius bicipitis* bezeichnet, MACALISTER hat ihn bei *Sarcophilus*, MACCORMICK bei *Dasyurus viverrinus*, CUNNINGHAM bei *Thylacinus*, YOUNG und EISLER haben ihn bei *Didelphys* gefunden.

Andere Autoren, wie PARSONS, bezeichnen dieses Muskelbündelchen als »*Tenuissimus*«, wodurch seine Erscheinungsform sehr treffend gekennzeichnet wird. Dass es ein weit verbreitetes Vorkommnis bei niederen Säugethieren darstellt, geht aus der umfassenden Darstellung von PARSONS hervor, der ihn u. A. vom Hunde sehr deutlich abbildet, ohne jedoch auf die Innervation Rücksicht zu nehmen. Gerade hierauf aber wird es ankommen und es ist das Verdienst von EISLER, in diesem Punkte für *Didelphys* Klarheit geschaffen zu haben.

EISLER konstatierte bei *Didelphys cancrivora*, dass der zarte »*Accessorius*«, besser *Tenuissimus*, von einem feinen Zweige des N. peroneus versorgt wird. Damit war die Basis für eine neue Anschauung gewonnen: EISLER stellte die Hypothese auf, dass dieser Muskel der Beuteltiere ein Homologon des kurzen Kopfes des Biceps sei: »Ursprung von der Insertion des *Gluteus maximus*, Lage unter dem langen Bicepskopf, lateral vom N. peroneus, Versorgung durch diesen, Insertion fibular in die Unterschenkelfacie, — Alles spricht direkt zu Gunsten der Vergleichung, doch müssen wir aus Mangel an hinreichendem Material die Frage vorläufig in *suspensio* lassen.«

Diese Argumentation erweckt weit mehr Vertrauen als das Vorgehen BOLK's, welcher sich ohne jede Kenntnis der Befunde resp. der Litteraturangaben in Betreff der Beuteltiere in den gewagtesten Spekulationen über die möglicherweise bei diesen Formen sich findenden Muskelanordnungen verliert!

Wir kommen damit zur kritischen Auseinandersetzung mit der anderen Möglichkeit der Ableitung des kurzen Bicepskopfes, nämlich von den *Musculi peronei* des Unterschenkels, wie sie von KOHLBRÜGGE, vor Allem aber von BOLK vertreten worden ist.

<sup>1</sup> Im gleichen Sinne sprechen ältere Autoren vielfach vom Flexor cruris lateralis als einem Biceps, ELLENBERGER und BAUM thun dies noch neuerdings bezüglich des Hundes.

Seine oben erwähnte kurze Mittheilung kann eigentlich nicht wohl als »ein Beitrag zur Morphologie dieses Muskels« aufgefasst werden; es handelt sich um einen vereinzelt abnormen Befund, dessen Zustandekommen mir nach eigenen Untersuchungen ganz verständlich ist, der aber nicht als Ausgangspunkt für so weit gehende Folgerungen dienen kann, bei welchen alle anderen Befunde und Angaben einfach ignoriert werden.

BOLK fand Zusammenhänge zwischen dem kurzen Bicepskopf und den Peronei und erblickt darin einen Beweis für die genetische Zusammengehörigkeit beider und eine Bestätigung des von KOHLBRÜGGE schon früher gethanen Ausspruches: »Die Innervation rückt diesen Muskel den Mm. peronei näher, als deren oberer Theil er aufzufassen wäre.«

Über die Art dieses Zusammenhanges aber bleibt BOLK »noch ganz im Dunkeln«. Seine bezüglichen Fragen lasse ich wörtlich folgen, damit eine Vergleichung mit den oben angeführten Beuteltierzuständen geschehen kann:

»Ist der Muskel von einem oberflächlichen Theil des Peronaeus longus abzuleiten, der seinen Ursprung auf das Skelet des Oberschenkels verlegt hat? Vielleicht. — Hat der Muskel einst bei niederen Formen die am vorliegenden Objekt noch spurweise angedeuteten Beziehungen zum Fußskelet in ausgesprochener Weise besessen? Man gelangte zu der Vorstellung, dass bei diesen Formen (Marsupialiern vielleicht) ein Muskel besteht, welcher, ohne mit dem Unterschenkel in Beziehung zu treten, direkt vom Femur zur lateralen Seite des Fußes verläuft; der kurze Bicepskopf würde dann ursprünglich ein M. femorotarsalis oder metatarsalis gewesen sein, der seine Insertion auf das Capitulum fibulae verlegt hat, indem er dabei den Calcaneus, den Malleolus fibularis und die Fascia cruris als Zwischenstationen benutzte.«

Diese Fragestellungen BOLK's zeigen deutlich, dass derselbe weder durch eigene Untersuchungen noch durch die Litteratur hinreichend über die betreffenden Muskelverhältnisse bei niederen Säugethieren orientirt gewesen ist.

Der Wunsch, durch eigene Prüfung über die Berechtigung der BOLK'schen Spekulationen zur Klarheit zu gelangen, bildete für mich zum Theil den Ausgangspunkt für die Beschäftigung mit dem kurzen Bicepskopf. Aber dieser Punkt trat sehr bald in den Hintergrund anderen wichtigeren Fragen gegenüber. Nirgends, weder bei höheren noch bei niederen Säugethieren konnte ich eine Stütze für die

Annahme einer direkten Herleitung des kurzen Bicepskopfes von den Peronei auffinden; vielmehr drängten mich meine Beobachtungen mehr und mehr zur Anerkennung der Richtigkeit von K. RANKE's Annahme einer Beziehung des kurzen Kopfes zur Glutealmuskulatur und zu einer Verfolgung des glücklichen, von EISLER nur gestreiften Gedankens, dass der kurze Bicepskopf ein altes Rudiment sein könne. Zu diesem Zwecke war die Durchmusterung eines größeren Materials von Placentaliern und Marsupialiern geboten, und gerade die Formen ohne Biceps gewannen ein erhöhtes Interesse. Lassen sich Reste des kurzen Kopfes bei einer größeren Zahl niederer Säugethiere feststellen? Welches ist die Verbreitung und morphologische Bedeutung jenes merkwürdigen *Tenuissimus*?

Der anfängliche Versuch, die Formen in der üblichen Weise des Aufsteigens von »niederen« zu »höheren« anzuordnen, musste aufgegeben werden. Von den Primatenbefunden geht das Problem aus und mit diesen muss man beginnen.

Die scheinbar so speciellen Dinge, um die es sich hier handelt, greifen tief in allgemeinere größere Probleme ein, in die Fragen nach der ursprünglichen Beschaffenheit der Muskulatur auf der Dorsalseite der hinteren Extremität bei Säugethieren, und in die Fragen der stammesgeschichtlichen Beziehungen der einzelnen Gruppen zu einander. Einigen dieser Fragen nachzugehen, habe ich versucht, so weit es die Schwierigkeiten derselben gestatten.

## I.

### Die Formen mit *Biceps femoris*.

#### 1. Orang.

Ich beginne die Mittheilung der Thatsachen mit dem Orang, einmal, weil diese Form die Grundlage für BOLK's Anschauungen bildete, sodann aber auch, weil der Befund bei diesem Anthropoiden ein sehr eigenartiger und wie wir später sehen werden, Extreme vermittelnder ist. Wir vermeiden aber vorläufig jegliche Deutung und halten uns ganz an das Descriptive.

Ich konnte zwei jugendliche Exemplare von 45 cm und 50 cm Rumpflänge untersuchen. Eine Vergleichung meiner Befunde mit denen BOLK's bestätigte im Ganzen die Richtigkeit der Angaben des Letzteren, machte mir aber auch zugleich verständlich, wie der abnorme Befund, den BOLK antraf, sich entwickelt haben mag.



Die fast völlige Trennung der beiden Bicepsköpfe war schon den älteren Autoren aufgefallen, unter denen vor Allem BISCHOFF genannt zu werden verdient. In neuerer Zeit hat sich CHAMPNEYS im gleichen Sinne geäußert, beiläufige Bemerkungen darüber finden sich bei MACALISTER, HEPBURN, TESTUT u. A.

Indem ich mich zur Wiedergabe meiner Befunde und der Vergleichung mit denen BOLK's wende, möchte ich vorerst eines Umstandes erwähnen, der mir bezüglich der Fascienbedeckung der Muskeln auffiel. Die Muskelfascien sind sehr derb und hängen wiederum mit den allgemeineren und den oberflächlichen Fascien innig zusammen, so dass dadurch Zusammenhänge verschiedener Muskelgruppen eventuell vorgetäuscht werden können.

Der lange Kopf des Biceps (Fig. 1 *Fl*) ist beim Orang eigenthümlich gestaltet, ganz anders als ihn die menschliche Anatomie uns zeigt und auch von dem der anderen Anthropoiden recht verschieden. Der Ursprung freilich geschieht in der typischen Weise am Tuberculi ischii gemeinsam mit dem Semitendinosus (*St*), zwischen beide Muskeln schiebt sich ein Sehnenblatt ein. Meine Befunde stimmen mit denen BOLK's vollkommen überein, auch bezüglich der Form und Insertion des Muskels. Er stellt eine mächtige Platte dar, welche durch ihre Insertion am Ober- und Unterschenkel in zwei Portionen zerlegt wird. Die Faserverlaufsrichtung erinnert an eine Fächerform. Die Femoralportion besteht aus lockeren, einander parallel gerichteten Bündeln, während die Unterschenkelportion einen spitzen Winkel mit der anderen bildet, indem sie eine Strecke weit durch ein intramuskuläres Sehnenblatt von ihr getrennt wird. BOLK fasst diese Portion als »Fortsetzung des Sehnenblattes« zwischen Biceps und Semitendinosus auf. Der proximale Rand des Muskels stößt an den »Gluteus superficialis«, das Homologon des menschlichen Gluteus maximus (*Gl*). Dieser Gluteus ist beim Orang sehr gering entwickelt in Vergleichung mit Mensch und anderen Anthropoiden. Die Femoralinsertion endet an der Diaphyse, und hier beginnt der Ansatz des langen Bicepskopfes, dessen Ausdehnung variirt. BOLK giebt dafür die unteren zwei Drittel der Diaphyse an, ich finde die Insertion ziemlich genau der Diaphyse entsprechend bei dem kleineren Exemplar, während sie bei dem größeren noch etwas weiter proximal verschoben ist. Der Ansatz geschieht nicht eigentlich am Femur selbst, sondern an einem Sehnenblatt, das in der Fortsetzung des Gluteus gelegen, vielfach als ihm zugehörig angesehen wird. Es handelt sich jedenfalls um ein Ligamentum intermusculare zwischen Streck- und Beugemuskulatur.

latur, und ich halte es für durchaus berechtigt, wenn man dasselbe als besondere Bildung betrachtet und dafür die von HENLE u. A. für den Menschen gebrauchte Bezeichnung »Lig. intermusculare laterale s. externum femoris« acceptirt. Es endet oberhalb des lateralen Condylus.

Auch die Unterschenkelportion hat am Skelet keinen Fixpunkt.

Mit BOLK finde ich, dass die sehnige platte Insertion in die Kniegelenkscapsel und in die Fascia cruris ausstrahlt. Derbere Züge bahnen hier indirekt Beziehungen zu Skelettheilen an, und zwar in stärkerem Maße zum Condylus lateralis tibiae, in schwächerem zu dem relativ gut ausgeprägten Capitulum fibulae.

Die Innervation des langen Kopfes braucht uns nicht weiter zu beschäftigen, da sie in der typischen Weise ziemlich weit proximal durch einen Ast aus dem tibialen Theile des hier noch einheitlichen Ischiadicusstammes erfolgt.

Unser Hauptinteresse richtet sich auf den kurzen Kopf, den ich bei beiden Exemplaren gleichmäßig in einem aller jener Komplikationen entbehrenden Zustande antreffe, welche bei BOLK's Exemplar zu weitgreifenden Spekulationen Anlass gaben. Letzterer beschreibt den Ursprung in einer mit meinen Beobachtungen übereinstimmenden Weise, nämlich vom mittleren Drittel des Femur. Das proximale Ende finde ich unweit der Gluteusinsertion. Hier entspringt die Muskelplatte direkt vom Knochen, während weiter distal die Fasern auch an das Lig. intermuscularis externus angeheftet sind. BOLK spricht von einer Linea aspera, doch ist das misslich, da ja im Allgemeinen den Affen eine solche Rauigkeit mit Recht abgesprochen wird. Dieser Punkt spielte bei der Diskussion über den Pithecanthropus eine größere Rolle, dessen Femur sich darin dem Menschen nähert. Dass sich bei niederen Affen doch Andeutungen von einer Linea aspera finden, habe ich gelegentlich erwähnt; auch beim erwachsenen männlichen Gorilla sehe ich Andeutungen derselben; bei den jugendlichen Orang-Exemplaren ist nur eine ganz leichte Erhebung angedeutet, die der Lage nach etwa dem Trochanter tentius entsprechen würde. In BOLK's Falle »spaltet sich der Muskel beiderseits bald in zwei Muskelblätter, ein oberflächliches und ein tiefes«. Ersteres inserirt mit platter dünner Endsehne am Condylus lateralis tibiae und in der Fascia cruris. »Das tiefere Muskelblatt ist mächtiger entwickelt« und »zieht schräg unter dem letztgenannten vorbei, im Ganzen mehr abwärts verlaufend«. Die Insertion dieses Theiles ist auf den beiden Seiten verschieden. Rechts »schieben

sich die mehr oberflächlich gelagerten Bündel über die tieferen hinweg und bilden ein Sehnenblatt, das sich ungefähr in der Mitte des Unterschenkels mit der *Fascia cruris* verbindet«. »Die tieferen Muskelbündel formiren zwei spindelförmige platte Muskelbäuche, von denen der eine — der schwächere und peripher gelagerte — eine kurze Sehne aus sich hervorgehen lässt, welche sich mit der *Fascia cruris* verbindet, doch innerhalb dieser zum *Malleolus fibularis* zu verfolgen ist. Der zweite, mehr nach hinten gelagerte Muskelbauch geht in eine stärkere Sehne über, welche sich an die Außenseite der Sehne des *Peroneus longus* anlagert. Ohne Verbindungen mit einander einzugehen, verlaufen die Sehnen unter dem *Retinaculum peronaeorum* und liegen hier in der Rinne, welche die sehr breite Endsehne des *Peroneus brevis* für die dünnere des *Peroneus longus* bildet.« Schließlich soll diese Endsehne des kurzen Bicepskopfes sogar einen Angriffspunkt am *Calcaneus* gewinnen und im Stande sein, eine geringe Pronation des Fußes hervorzurufen. Noch unter dem *Retinaculum* macht sich nämlich nach Bolk ein Theil der Sehne frei und verbindet sich mit einer den *Musculus abductor dig. V* überdeckenden Membran. Das letzte distale Ende der Bicepssehne ist mit dem *Peroneus brevis* vereinigt an der *Tuberositas metatarsi V*.

Auf der linken Seite scheint die Sachlage nicht einfacher zu sein; die Hauptmasse der *Fascia* endet zwar in der *Fascia cruris*, doch soll eine lange dünne Endsehne mit dem *Peroneus longus* abwärts ziehen und sich zum Theil in der Sehnenscheide dieses Muskels verlieren, zum Theil am *Calcaneus* sich befestigen. Das Sonderbarste ist jedenfalls noch eine dritte Sehnenendigung: »Es bildet sich nämlich unterhalb der in Rede stehenden tiefen Portion des kurzen Bicepskopfes ein kleiner spindelförmiger Muskelbauch aus Bündeln, welche sich theilweise von der Unterfläche dieser Portion des *Caput breve* ablösen, theilweise vom *Capitulum fibulae* entspringen.« Dieses Muskelchen entsendet alsdann eine ziemlich starke Sehne, die unter dem *Retinaculum* mit der Sehne des *Peroneus longus* sich verbinden soll.

Von allen diesen höchst auffallenden Dingen zeigen die von mir untersuchten Exemplare leider keine Spur. Der Thatbestand lässt sich vielmehr ganz kurz dahin formuliren: Die *Fascia cruris* ist sehr mächtig. In ihr endet das *Caput breve* (*K.K.*) vollständig, von ihr entspringt in beträchtlicher Ausdehnung der *Peroneus longus*. Das ist aber auch die einzige Beziehung zwischen beiden Muskeln. Von irgend welchen Muskelindividuen oder Sehnenfortsetzungen etc.

finde ich gar nichts. Es fällt mir natürlich nicht ein, irgend wie den geringsten Zweifel an der Richtigkeit des von BOLK geschilderten Thatbestandes zu äußern, ich will meine Ansicht nur in dem Sinne festlegen, dass BOLK's Varietät schon beinahe als Abnormität zu gelten hat. Der Befund ist auch in anderen Punkten so sehr abweichend, dass er sich nicht als Basis für weitere Betrachtungen eignet. Dass die Dimensionen des kurzen Kopfes variieren, sehe ich schon an den beiden Exemplaren, das größere besitzt den Muskel in größerer Stärke und mit ausgedehnterer Insertion. Dessgleichen sind offenbar die von BOLK erwähnten Sonderungen innerhalb des kurzen Kopfes recht variabel. Diese sind nicht unwichtig. Beim größeren Exemplar vermisste ich sie fast gänzlich und daher fehlte auch bei demselben jegliche nähere Verbindung zwischen kurzem und langem Kopf. Beim kleineren Exemplar ist eine oberflächliche Portion etwas gesondert, weniger am Ursprung, wo ihr die am weitesten distal gelegenen Fasern entsprechen, als in der Insertion. Hier weichen die Fasern durch ihren Verlauf von der schräg abwärts ziehenden Hauptmasse ab, werden von ihr durch einen austretenden Hautnerven getrennt und verbinden sich durch eine kurze Endsehne mit der Innenfläche der Sehne des langen Kopfes in der Gegend des *Condylus lateralis tibiae* (Fig. 1). Betrachten wir den Zustand völliger Trennung beider Köpfe als den primitiven, so hätten wir in dieser Verbindung den ersten Beginn des Vereinigungsprocesses der beiden Muskeln vor uns.

Das Abweichen des BOLK'schen Falles kommt besonders in der Innervation zum Ausdruck: »Von dem kurzen Kopfe bekommen die oberflächliche und die tiefe Portion je ihren gesonderten Nerven. Beide stammen aus dem *N. peroneus*. Der schwächere Nervenast für die oberflächliche Portion ist eine Strecke weit an den Hautnerv angeschlossen, welcher zwischen der Oberschenkel- und Unterschenkelpartie des langen Kopfes an die Oberfläche tritt. Nach seiner Isolirung verläuft er über die Seitenfläche des kurzen Kopfes und senkt sich ziemlich proximal an der Außenfläche in die oberflächliche Portion ein. Dieser Nervenast spaltet sich ziemlich hoch von dem *N. peroneus* ab. Der Nerv für die tiefere Portion löst sich an der Stelle vom *Peroneusstamm* ab, wo derselbe der medialen Fläche dieser Portion angelagert ist. Der ziemlich starke Nerv tritt an der Innenfläche in den Muskel ein.«

An dem kleineren von mir untersuchten Exemplare (das größere eignete sich für diese Zwecke nicht) finde ich auf beiden Seiten nur



einen Nerv für den kurzen Kopf. Er entsteht ziemlich weit proximal aus dem N. peroneus, gerade an der Theilungsstelle des N. ischiadicus. Der Nerv tritt unter den kurzen Kopf und sendet von der Innenseite her mehrere Zweige in ihn hinein. Ich betone dies ausdrücklich, da dieser Nerv offenbar mit BOLK's proximalem Nervenast identisch ist, von dem angegeben wird, dass er über die Außenfläche des kurzen Kopfes zur oberflächlichen Portion ziehen soll. Diese Beschreibung hat mich in Erstaunen gesetzt, da ich überhaupt bei keinem Affen mit kurzem Bicepskopf einen solchen oberflächlichen Verlauf des Muskelastes gesehen habe. Dieser Thatbestand bei BOLK's Exemplar zeigt wieder, wie abnorm dasselbe ist. Der von mir beschriebene Nerv theilt sich weiterhin in zwei Äste, welche zur Haut gelangen. Sie kommen theils am distalen oberen Rande des kurzen Kopfes, zwischen diesem und Condylus lateralis femoris, theils durch die Lücke im kurzen Kopf selbst nach außen. Es könnte sein, dass von letzteren einige in die Muskelmasse eindringen, die Hauptmasse zieht aber lateralwärts zur Haut.

Von dem zweiten distalen Nerven BOLK's habe ich an meinen Exemplaren nichts gefunden.

Es wäre wünschenswerth, dass andere Forscher, die über ein reicheres Orang-Material verfügen, BOLK's und meine Befunde nachprüften. Vorläufig möchte ich glauben, dass in BOLK's Fall eine eigenartige sekundäre Fortbildung der Beziehungen des kurzen Kopfes zur Fascia cruris vorliegt; dass der Befund keine primäre Bedeutung hat, werden die folgenden Untersuchungen lehren.

## 2. Schimpanse.

Über den Biceps femoris dieses Anthropoiden liegen nur wenig genauere Angaben vor. Wohl kann man aus den älteren monographischen Werken, wie dem von VROLIK, eine allgemeine Vorstellung vom Sachverhalt gewinnen, aber die Vergleichung desselben mit dem Befunde beim Menschen haben erst neuere englische Autoren, namentlich CHAMPNEYS und HEPBURN, durchgeführt.

CHAMPNEYS stellte fest, dass beim Schimpanse sich ein typischer Biceps femoris findet, dessen beide Köpfe keine völlige Vereinigung mit einander zeigen; er konstatierte die Insertion des langen Kopfes am Unterschenkel — in dessen Fascie und an der »Tuberositas anterior« der Tibia (Condylus lateralis tibiae). Die Sehne des kurzen Kopfes inserirt nach diesem Autor unterhalb des langen Kopfes an

der Außenseite der Fibula. Die getrennte Innervation der beiden Köpfe ergab sich deutlich. CHAMPNEYS lässt den kurzen Kopf durch zwei Äste des einheitlichen Ischiadicusstammes versorgt werden, die in der Mitte des Oberschenkels gesondert von ihm abgehen.

Ähnlich lautet HEPBURN's Bericht in dessen größerer Arbeit über die Extremitätenmuskulatur der Anthropoiden. Beide Autoren erblicken in der Vereinigung der beiden Köpfe ein ziemlich hoch entwickeltes Stadium.

Auf Fig. 3 habe ich den Befund bei einem 46 cm langen Schimpanseweibchen dargestellt.

Wir wollen vor Allem die Übereinstimmungen und Abweichungen des Zustandes von dem bei Orang und Mensch betonen.

Auffallend mächtig ist die Glutealmuskulatur. Das Homologen des menschlichen Gluteus maximus nimmt den ganzen Oberschenkel ein und occupirt die Fascia lata bis zum Knie hinab. Das Ligamentum intermusculare externum nimmt sich hier thatsächlich wie eine Glutealsehne aus. Man beachte die kolossale Differenz hierin vom Orang — ein Beweis dafür, wie wenig einheitlich die sogenannten Anthropomorphen zu beurtheilen sind. Wie völlig anders ist hier auch der lange Kopf beschaffen! Von der ausgedehnten Oberschenkelinsertion desselben beim Orang hat der Schimpanse keine Spur. Der vom Tuber mit dem Semitendinosus gemeinsam entspringende rundliche Muskelbauch plattet sich allmählich von außen nach innen zu ab und verjüngt sich im distalen Drittel des Oberschenkels zu einer starken Endsehne, welche bis zum Vorderrand der Tibia zieht, hier mehr in der Fascie als am Knochen selbst ihre Insertion findend. Mit der Kniegelenkscapsel hängt sie deutlich zusammen. Mit dem kurzen Kopf ist sie in ziemlicher Ausdehnung verbunden. Dieser stellt beim Schimpanse eine recht ansehnliche Muskelplatte dar. Sein Ursprung liegt am Oberschenkel zwischen Gluteus und Adductor. Die Länge der Ursprungslinie beträgt 5 cm, ihr Abstand von der Mitte des Condylus lateralis femoris 4 cm (Gesamtlänge des Femur = 21 cm). Die derben Fasern des kurzen Kopfes entspringen nur zum Theil vom Knochen selbst, die Hauptmasse ist angeheftet an die Oberfläche des Gluteus. Je weiter distal, um so mehr liegen sie oberflächlich, schließlich vom Lig. intermusculare externum ausgehend. — Diese Beziehung zur Glutealmuskulatur ist wichtig. Bei Orang lag der Gluteus weiter proximal, auch der lange Kopf entsprang dort weiter aufwärts am Femur; beim Schimpanse sind beide mehr distal gelagert.

Die Fasern des kurzen Kopfes ziehen in schräger Richtung distal, mit der Sehne des langen Kopfes einen spitzen Winkel bildend. Die oberflächliche Portion legt sich der Sehne des langen Kopfes an und verläuft mit ihr zusammen zur Tibia. Die weiter distal entspringenden Fasern inseriren zum Theil ebenfalls direkt an der Sehne des langen Kopfes, zum Theil — dies gilt vor Allem von den tiefer liegenden Partien — kreuzen sie den langen Kopf und kommen hinter demselben am Unterschenkel zur Insertion. Diese geschieht wesentlich in der Fascie. Wohl liegt gerade im Bereiche dieser dreieckigen kleinen Muskelplatte das Capitulum fibulae, aber zu einer direkten Knochenanheftung kommt es nicht.

Ich möchte diese selbständige Unterschenkelinsertion mit einem besonderen Namen belegen, da sie in der Morphologie des Biceps eine gewisse Rolle spielt und nenne sie »Trigonum subtendinosum«. Funktionell kann dieser Theil beim Schimpanse unmöglich viel bedeuten, da er viel dünner ist als die übrige Masse des kurzen Kopfes.

Der Nerv des langen Kopfes, weit proximal aus dem tibialen Theile des Ischiadicus kommend, braucht uns nicht weiter zu beschäftigen; der Nerv des kurzen Kopfes geht vom Peroneustheile des noch einheitlichen Ischiadicusstammes in der Mitte des Oberschenkels ab. Er ist von beträchtlicher Stärke und tritt von der medialen Seite her in den am weitesten proximal gelegenen Theil des kurzen Kopfes ein. Vorher schon gehen einige dünne Fasern ab, die, wie es scheint, zum Gluteus gelangen.

Ein distaler Peroneusast durchbohrt das Trigonum subtendinosum in dessen Mitte und gelangt zur Haut; mit der Innervation des Muskels hat er nichts zu thun.

Wir haben also auch hier nur einen Ast für den kurzen Bicepskopf. Nichts deutet auf eine ursprüngliche Doppelnatur desselben im Sinne BOLK's hin, nichts auch auf etwaige genetische Beziehungen zur Peronealmuskulatur.

### 3. Gorilla.

Die mehr allgemein gehaltenen oder mehr gelegentlich gemachten Angaben über den Biceps dieses Anthropoiden (cf. CHAMPNEYS u. A.) genügen nicht, um das Charakteristische der Konfiguration des kurzen Kopfes zu erkennen. Einen Einblick in dieselbe konnte ich durch die Untersuchung der rechten Seite eines ganz jungen Gorillamännchens (Länge 35 cm) gewinnen (Fig. 2).

Es ergab sich eine weitgehende Übereinstimmung mit dem

Schimpanse. Auch beim Gorilla reicht die Glutealmuskulatur weit distal, auch hier entspringt der kurze Kopf von der Oberfläche und der Endsehne des Gluteus und nur mit den tiefsten Fasern vom Femur selbst. Die Ursprungslinie ist  $2\frac{1}{2}$  cm lang, liegt viel weiter distal als beim Schimpanse, in nur geringem Abstände vom Condylus lateralis femoris.

Die Vereinigung mit dem langen Kopfe ist viel unvollständiger als beim Schimpanse. Die Endsehne des langen Kopfes lässt sich fast völlig frei abheben von dem darunter liegenden kurzen Kopfe, dessen distale Fasern zur Tibia und Kniegelenkscapsel ziehen, während die mehr proximal entspringenden die Gegend des Capitulum fibulae erreichen — ein kleines »Trigonum subtendinosum« formierend. Die Innervation ist die gleiche wie beim Schimpanse. — Das alte Gorillamännchen dürfte wohl etwas anderen Befund zeigen, doch ist hierüber, so viel ich sehe, nichts bisher mitgeteilt worden.

#### 4. Gibbon.

Abgesehen von den älteren Angaben BISCHOFF's liegen über den Biceps des Gibbon jene neueren Untersuchungen von K. RANKE und KOHLBRÜGGE vor, auf welche ich bereits in der Einleitung hingewiesen habe. Beiläufig erwähnt werden die Muskelursprünge und Ansätze an der hinteren Fläche des Gibbonfemur von EUGEN DUBOIS gelegentlich seines Berliner Vortrags über den Pithecanthropus. Er glaubt die Verschiedenheiten der betreffenden Region bei Gibbon und Mensch zur Erklärung der Eigenthümlichkeiten des berühmten Femurs von Trinil heranziehen zu können.

Was den Hylobates selbst anbelangt, so geben K. RANKE und KOHLBRÜGGE Beschreibungen, deren Richtigkeit ich bestätigen kann, die aber einer Ergänzung mit Rücksicht auf die Stellung zu den anderen Formen bedürfen. Beide Autoren scheinen nichts von dem Vorhandensein eines Biceps bei den Greifschwanzaffen zu wissen. RANKE betont ausdrücklich, dass der Muskel nur dem Menschen und den Anthropoiden zukomme.

Er fand den Ursprung des kurzen Kopfes an der »Linea aspera« und am Lig. intermusculare externum, welches er ähnlich wie CHAMPNEYS als Endsehne des Gluteus maximus auffasst. Nur bei Hylobates kommt es nach K. RANKE zu einer festeren Vereinigung des kurzen Kopfes mit dem langen. Bezüglich der Auffassung des kurzen Kopfes und seiner Zugehörigkeit zur Glutealmuskulatur verweise ich auf das oben in der Einleitung Citirte.



KOHLBRÜGGE giebt ein schematisches Querschnittsbild des Femur und seiner Muskeln, um die Lage des kurzen Kopfes zu illustriren. Der lange Kopf entsteht zusammen mit dem Semitendinosus. Im distalen Drittel des Oberschenkels wird er sehnig, und in diese Sehne hinein begeben sich alle Fasern des kurzen Kopfes. Dieser entspringt in einer bei den verschiedenen *Hylobates*-Arten variirenden Ausdehnung von der distalen Hälfte des Femur zwischen *Gluteus maximus* und *Adductor longus*. Viele seiner Muskelfasern kommen auch von der den *M. vastus lateralis* umhüllenden Aponeurose.

Die gemeinschaftliche Endsehne endet an dem *Condylus lateralis tibiae*, nur ein kleiner Theil verschmilzt mit der *Fascia cruris*.

Nur bei *Hyl. syndactylus* soll nach KOHLBRÜGGE eine Insertion der Sehnenbündel am *Capitulum fibulae* vorkommen. Über die Deutung der Befunde, insbesondere der Innervation, habe ich ebenfalls in der Einleitung das Nöthige citirt. Etwa in der Mitte des Oberschenkels geht bei allen von KOHLBRÜGGE untersuchten *Hylobates*-Arten vom Peronealtheil des noch ungetheilten *Ischiadicus* der Ast zum kurzen *Bicepskopfe* ab.

Von meinen Wahrnehmungen an einem 32 cm langen männlichen Exemplare von *Hylobates variegatus* will ich nur das Wichtigste hervorheben (Fig. 4).

Der schlanke Bau der Gliedmaßen spiegelt sich wieder in der zarten Konfiguration der Muskeln, die hier nichts von jener derben Fascienbekleidung anderer Anthropoiden erkennen lassen. Der lange Kopf, der in der typischen Weise weit proximal seinen Nerven empfängt, ist eine beträchtliche Strecke weit mit dem Semitendinosus verbunden. (Eine Inscriptio in letzteren suchte ich vergeblich.) Der spindelförmige, sich schnell verjüngende Muskelbauch wird im distalen Drittel der Oberschenkelregion sehnig und vereinigt sich fest mit dem kurzen Kopfe; beide Theile liefern zusammen eine platte Endsehne, welche an dem stark prominirenden *Condylus lateralis tibiae* ihre Anheftung findet.

Der kurze Kopf (*K.K*) hat ebenfalls einen schmalen, schlanken Habitus. Die örtliche Beziehung zum *Gluteus* (*Gl*) tritt auch beim Gibbon deutlich hervor. Bei dem mir vorliegenden Objekte entspringen nur die am meisten medialen Fasern aus der Region der Hinterfläche des Femur, die überwiegende Masse der Fasern des kurzen Kopfes ist angeheftet an das sehnige Ende des *Gluteus*, das Homologon des *Lig. intermusculare externum*. Von der Ausprägung besonderer Portionen im kurzen Kopfe kann nicht eigentlich die Rede sein. Die

distalen Fasern laufen in etwas mehr steiler Richtung auf die Sehne des langen Kopfes zu als die proximalen. Keine muskularen Theile gehen distal über die Endsehne hinaus. Darin unterscheidet sich der Gibbon scharf von den anderen Anthropoiden. Wenn ihm jedoch auch ein muskulöses »Trigonum subtendinosum« fehlt, so findet sich an der Stelle desselben eine dreieckige bindegewebige Platte oberhalb der Eintrittsstelle des Nervus peroneus in die Muskulatur und genau der Stelle des nur wenig vorragenden Capitulum fibulae entsprechend. Die Betrachtungsweise, in diesem bindegewebigen Theile einen Rest der muskulösen Insertion des kurzen Kopfes zu erblicken, ist wohl berechtigt und eben so die Verknüpfung dieser Reduktion mit der innigen Vereinigung der beiden Köpfe, die beim Gibbon weiter als bei den anderen Menschenaffen vollzogen ist. Es ist aber auch wichtig zu beachten, dass dies rudimentäre Ende des Muskels im Bereiche des Capitulum fibulae gelegen ist; auf diese Weise bahnt sich eine Beziehung der Bicepsinsertion zur Fibula an, welche ja nach KOHLBRÜGGE thatsächlich bei anderen *Hylobates*-Arten bestehen soll.

Die Innervation bietet die typischen Verhältnisse dar. Etwa in der Mitte des Oberschenkels geht vom Peronealtheile des noch einheitlichen Nervus ischiadicus der nur mäßig starke Zweig des kurzen Kopfes ab, und tritt von der medialen Seite her in den proximalen Theil des Muskels ein.

So zeigt der Gibbon eine zwar im Princip mit den anderen Menschenaffen übereinstimmende, aber doch in vielen Punkten eigenartige Konfiguration des kurzen Kopfes, durch welche er sich manchen amerikanischen Greifschwanzaffen und dem Menschen in bemerkenswerther Weise nähert.

## 5. Die amerikanischen Greifschwanzaffen.

Dass die amerikanischen Greifschwanzaffen einen *Biceps femoris* besitzen, ist zwar, was die einfache Thatsache anlangt, bekannt. BOLK erwähnt es gelegentlich und PARSONS vergleicht die betreffende Muskelanordnung von *Ateles* mit der angeblich völlig übereinstimmenden von *Myrmecophaga*.

Eine richtige Verwerthung aber hat dieser wichtige Befund der amerikanischen Affen nicht erfahren. Auch rein descriptiv dürfte ein etwas genaueres Eingehen und die Abbildung einiger Zustände erwünscht sein, zumal bei den einzelnen Formen, wie *Ateles*, *Lae-*

gothrix, *Mycetes* keineswegs Übereinstimmung herrscht. Sodann müssen wir diese Funde mit denen der Anthropoiden vergleichen. Besteht Übereinstimmung bezüglich des kurzen Kopfes bei diesen örtlich und bisher auch im System weit getrennten Affentypen? Ist dies der Fall, so muss die Kluft auffallend erscheinen, welche in einem so speciellen Organisationsverhältnis zwischen den Greifschwanzaffen und ihren angeblich nächsten amerikanischen Verwandten besteht.

Mir lagen zur Untersuchung vor ein neugeborenes männliches Exemplar von *Mycetes seniculus*, ein Exemplar von *Lagothrix* (♀) und eine größere Zahl von *Ateles*, *A. Geoffroyi*, *niger* und einige Exemplare von nicht bestimmter Species. Die Mannigfaltigkeit der Befunde ist ziemlich groß.

### **Lagothrix.**

Vergleichen wir die allgemeine Konfiguration der Theile mit den bei den Anthropoiden gemachten Befunden, so besteht eine Annäherung besonders an die Zustände von Gibbon und Schimpanse, eine beträchtliche Abweichung hingegen von dem des Orang. Nur in einem Punkte wird an letzteren erinnert, nämlich in der ziemlich schwachen Ausbildung der Glutealmuskulatur. Diese beschränkt sich auf das proximale Viertel des Oberschenkels. Die Glutealendsehne verschmilzt mit der *Fascia femoralis* oder *lata*, ohne ein *Ligamentum intermusculare* zu formiren.

Der lange Kopf des Biceps stellt denselben schlanken Muskelbauch dar, wie bei Gibbon und Schimpanse. Auch seine Beziehungen zum Semitendinosus sind die gleichen. Die Insertion gleicht völlig der vom Gibbon. Die straffe schmale Endsehne findet am *Condylus externus tibiae* hauptsächlich Anheftung, hängt aber auch mit der Kniegelenkscapsel zusammen. Der kurze Kopf stellt eine annähernd dreieckige Muskelplatte von beträchtlicher Ausdehnung dar. Der Ursprung derselben gehört der *Fascia femoralis* in der Fortsetzung der Glutealsehne an, ohne eine direkte Beziehung zum Knochen erkennen zu lassen. Die Länge des Oberschenkels beträgt 13 cm, die Ursprungslinie des kurzen Kopfes erstreckt sich von der Mitte desselben in einer Ausdehnung von ca.  $2\frac{1}{2}$  cm distal. Zwei Portionen lassen sich unterscheiden. Mehr oberflächlich entspringen derbere Faserzüge und wenden sich zur Insertion des langen Kopfes, mit dieser sich vereinigend. Der ganze übrige Theil des

Muskels ist von großer Zartheit. Seine Fasern kommen unter dem erwähnten strafferen Bündel hervor und strahlen fächerförmig gegen die fibulare Kante des Unterschenkels aus. Sie formiren so ein *Trigonum subtendinosum* von viel größerer Ausdehnung, als wir es beim Schimpanse angetroffen haben. Ein Knochenansatz besteht nirgends, auch nicht am *Capitulum fibulae*, dessen Prominenz durch die Fascientheile sichtbar ist. Der kurze Kopf endet in der *Fascia cruris*, bis über die Mitte des Unterschenkels hinaus sich erstreckend. Diese eigenthümliche Gestaltung der Muskelplatte erinnert an den Orang. Wie bei letzterem so kommt auch hier nur durch das am meisten nach dem Knie zu gelegene Bündel eine Vereinigung der beiden »Köpfe« des Biceps zu Stande. Eben so wenig wie bei meinen Exemplaren von Orang fand sich bei *Lagothrix* irgend eine Beziehung des kurzen Kopfes zur Peronealmuskulatur im Sinne Bolk's.

Die Innervation des kurzen Kopfes (die des langen geschieht in typischer Weise durch den proximalen Ischiadicusast) stimmt mit dem Verhalten bei Anthropoiden überein. Etwa in der Mitte des Oberschenkels wird die Trennung des Ischiadicusstammes deutlich. Der Peroneus entsendet in dieser Gegend den Ast zum kurzen Kopf. Der Nerv dringt in den proximalen Theil des Muskels von der medialen Seite her ein, einen langen Hautast hinter dem Muskel zur Knieregion entsendend.

### Ateles.

Die von mir in größerer Anzahl untersuchten Vertreter dieser Gruppe boten (mit einer Ausnahme) einen im Wesentlichen übereinstimmenden Befund dar. Es möge daher als Prototyp das Bild dienen, welches ein *Ateles paniscus* zeigte und das auf Fig. 8 wiedergegeben ist. Es handelt sich um ein kleineres männliches Exemplar von 30 cm Rumpf- und 50 cm Schwanzlänge. Die Länge des Oberschenkels beträgt 13,5 cm. Die allgemeine Konfiguration der Theile erinnert in manchen Punkten an *Lagothrix*, in anderen an den Schimpanse. Mit ersterem gemeinsam und von letzterem verschieden ist die geringe Entwicklung der Glutealmuskulatur, deren oberflächliche sehnige Anheftungen der *Fascia femoralis* angehören, ohne ein Ligam. intermusculare zu bilden.

Der lange Kopf des Biceps ist lang und schmal, wie bei *Lagothrix* und den Anthropoiden außer Orang. Über seine Innervation brauchen wir nichts hinzuzufügen. Die Insertionssehne ist ziemlich straff und occupirt den *Condylus externus tibiae*. Sie ist fest verbunden



mit dem Ansatz des kurzen Kopfes. Dieser Muskel entbehrt bei diesem Exemplar der weit distalen Ausdehnung einer zarten Platte, wie wir dies bei *Lagothrix* fanden. Die ganze Form und Anordnung erinnert vielmehr auffällig an den Schimpanse. Die Ursprungslinie hat eine Ausdehnung von ca. 3 cm und bleibt vom *Condylus lateralis femoris* 2,5 cm entfernt. Der Ursprung geschieht wie bei *Lagothrix* nur von Fascientheilen. Unverkennbar ist hierbei eine Beziehung zur Glutealsehne, in deren direkter Verlängerung das kräftigste Bündel des kurzen Kopfes entsteht, das am meisten oberflächlich gelegen, hauptsächlich die Verbindung mit dem langen Kopfe vermittelt. Gerade so war ja auch der Befund bei *Lagothrix*, und beim Schimpanse ist gleichfalls die Sonderung des kurzen Kopfes in eine oberflächliche und tiefe Portion deutlich. Letztere liegt mit ihrem Ursprunge mehr distal, ihre Fasern kreuzen im spitzen Winkel diejenigen des oberflächlichen Theiles und des langen Bicepskopfes und erscheinen darunter in der Gegend des *Capitulum fibulae* und weiter distal ein bei diesem *Ateles* etwa eben so kräftiges *Trigonum subtendinosum* bildend wie beim Schimpanse. Die Fascieninsertion am Unterschenkel reicht beinahe bis zur Mitte desselben.

Der Nerv des kurzen Kopfes geht vom noch ungetheilten Ischiadicusstamm in der Mitte des Oberschenkels ab, deutlich die Zugehörigkeit zum Peronealtheil zeigend. Er erreicht den Muskel in dessen Mitte von der medialen Seite, auch hier einen langen Hautast zur Lücke zwischen Biceps und Kniegelenk entsendend.

Bei den anderen *Ateles*, so einem ziemlich großen Exemplar von *A. Geoffroyi*, einem kleineren von *A. niger*, traf ich unbedeutende Variationen in der Stärke der Verbindung zwischen beiden Köpfen und in der Tendenz des kurzen Kopfes, die Ursprünge von den Fascientheilen mehr medial nach dem Knochen hin zu verlegen.

---

Wie schon oben betont, macht nur ein Exemplar eine Ausnahme, dessen Species-Zugehörigkeit mir unklar geblieben ist. Es handelt sich um einen weiblichen Greifschwanzaffen von hellbräunlicher Färbung des ziemlich kurzhaarigen, fast wolligen Felles. Die Rumpflänge beträgt 21 cm, die Schwanzlänge 38 cm. Das schon lange dem Thiermaterial des hiesigen anatomischen Instituts angehörende Thier trägt offenbar einen von der mir unbekannten Bezugsquelle herrührenden Zettel mit der Aufschrift: »*Mycetes* sp. Brüllaffe aus Brasilien«. Die Unrichtigkeit dieser Bestimmung ergiebt sich

aber aus dem völligen Fehlen des Daumens, von dem sich nicht einmal ein Rudiment durch die Weichtheile hindurch abtasten lässt. Spricht dieser Umstand gegen die Bestimmung als *Lagothrix* und für die Zugehörigkeit der Affen zu *Ateles*, so zeigt andererseits das weibliche Geschlechtsglied keineswegs die für diese Formen charakteristische starke Ausbildung.

Am liebsten hätte ich den Befund bei diesem unsicheren Exemplar übergangen, wenn derselbe nicht so interessant wäre.

*Ateles* sp., so will ich das Thier vorläufig bezeichnen, zeigt eine Muskelanordnung, die am meisten noch an *Lagothrix* erinnert (Fig. 7). Die Glutealmuskulatur ist stärker entwickelt als bei den bisher betrachteten Greifschwanzaffen, und damit offenbart sich die lokale Beziehung des Ursprungs des kurzen Bicepskopfes zu der bis in die Mitte des Oberschenkels reichenden Glutealendsehne besonders deutlich. Die beiden Köpfe des Biceps bleiben völlig getrennt von einander. Die Insertion des langen ist die typische am *Condylus externus tibiae*. Der kurze Kopf stellt eine dreieckige Muskelplatte dar von noch größerer Ausdehnung als bei *Lagothrix*. Ihre Insertion in der *Fascia cruris* am fibularen Rande nimmt den ganzen Unterschenkel bis zum *Malleolus externus* ein, auf den straffere sehnige Züge gerichtet sind; irgend eine Beziehung zur Fuß- oder Unterschenkelmuskulatur besteht auch in diesem Falle — der größten Ausdehnung des »kurzen Kopfes«, die ich überhaupt beobachtet habe — in keiner Weise. Im Ganzen ist die Muskelplatte zart, namentlich in ihren distalen Partien. Der Faserverlauf ist im Allgemeinen durch eine fächerförmige Ausstrahlung vom distalen Drittel des Oberschenkels, — wobei eine Entfernung von ca.  $1\frac{1}{2}$  cm vom *Condylus lateralis femoris* eingehalten wird, zur Fibularregion gegeben, aber es prägen sich Sonderungen aus, welche auf beiden Seiten verschieden zu den Befunden bei *Lagothrix* und *Ateles* hinüberführen.

Auf der rechten Seite haben oberflächliche und tiefe Partien des kurzen Kopfes denselben plattenartigen Charakter. Die erstere entspringt mehr proximal von der *Fascia femoralis* resp. Glutealendsehne, die letztere mehr distal und medial davon mit deutlicher Beziehung zur hinteren Kante des *Os femoris*.

Die Fasern der oberflächlichen Portion strahlen, immer zarter werdend, gegen das *Capitulum fibulae* hin aus. Dieser Muskeltheil ist auf der linken Seite zu einem zwar kleineren, aber kräftigeren Bündel geworden, das unmittelbar distal vom langen Kopfe sich am Unterschenkel befestigt und so eine Beziehung beider Theile gleichsam

vorbereitet, während die tiefe — hier links auch ganz deutlich vom Knochen entspringende Portion die Hauptmasse des ausgedehnten Trigonum subtendinosum bildet.

Rechts tritt diese Portionen-sonderung nur am Ursprunge deutlich hervor, nicht in dem Insertionsgebiet.

Der Nerv des kurzen Kopfes ist beim vorliegenden Objekt ein auffallend zarter Peronealast des noch ungetheilten Ischiadicusstammes. Er entsteht hier nicht gemeinsam mit dem die Lücke zwischen Knie und Biceps passirenden Hautast. Dieser geht weiter distal ab. Der Bicepsast erreicht seinen Muskel wie bei *Lagothrix* nahezu am proximalen Ende, und zwar von der medialen Seite her.

### **Mycetes.**

Ein neugeborenes männliches Exemplar von *Mycetes seniculus* (Rumpflänge 14 cm, Schwanzlänge 19 cm) bot einen von den bisher betrachteten Formen verschiedenen, sehr interessanten Befund dar. Wir finden hier nämlich einen Biceps in der schönsten typischen Ausprägung und werden an den Zustand von *Hylobates* und Mensch erinnert (Fig. 9 und 10).

Stärker als bei *Lagothrix* und *Ateles* ist die Glutealmuskulatur entwickelt, so dass auch in diesem Punkte eine Annäherung an die Anthropoiden stattfindet. Der oberflächliche Glutealtheil reicht in muskulöser Beschaffenheit bis zur Mitte des Oberschenkels und seine sehnige Fortsetzung erstreckt sich hier als eine Art von Ligament bis in die Knieregion. Von der Glutealfascie entspringt der kurze Bicepskopf, der in seiner Insertion auf beiden Seiten ein verschiedenes Verhalten zeigt. Der lange Kopf wird schon im distalen Drittel des Oberschenkels zu einer äußerst dünnen Sehne, welche sich unter dem Knie in der Fascia verlierend, die örtliche Beziehung zu dem beim jungen Thier nur schwach ausgeprägten *Condylus lateralis tibiae* erkennen lässt.

Der Befund des kurzen Kopfes auf der linken Seite schließt sich näher an ein solches Bild an, wie wir es für *Ateles* als Regel konstatirt haben, nur haben die proximalen Theile der betreffenden Muskelplatte eine ganz ansehnliche Verdickung erfahren. Der kurze Kopf besteht hier wesentlich aus der oberflächlichen Portion, deren starke Züge sich fest mit der dünnen Sehne des langen Kopfes vereinigen. Die Sonderung des kurzen Kopfes ist mehr durch die Faserrichtung angedeutet als durch äußerliche Trennung markirt.

Je weiter zum Knie hin, um so mehr verschiebt sich der Ursprung in die Tiefe nach dem Knochen hin, von welchem die distalen Züge direkt entspringen; diese haben einen viel steileren Verlauf und kommen hinter den anderen am Unterschenkel hervor, in der Region des *Capitulum fibulae* ein deutlich muskulöses, wenn auch zartes *Trigonum subtendinosum* bildend. Wenn die Verdünnung des letzteren als ein Zeichen der Reduktion aufgefasst werden darf, so ist dieselbe auf der rechten Seite als nahezu vollzogen zu betrachten: Das *Trigonum* ist zu einer kleinen zarten Platte geworden, die in der Hauptsache aus Bindegewebe gebildet, nur einige ganz spärliche Muskelfäserchen noch erkennen lässt. Nun ist die Hauptmasse des Muskels zu einer nahezu einheitlichen derben spindelförmigen Masse geworden, deren Vereinigung mit dem langen Kopfe in demselben Grade wie beim Gibbon vollzogen ist.

Der Nerv des kurzen Kopfes kommt aus dem *Peronealtheil* des noch einheitlichen *Ischiadicusstammes* und erreicht den Muskel am proximalen Ende von der medialen Seite (nicht mit dem Hautast vereinigt).

## 6. Mensch.

Der Mensch bietet bekanntlich bezüglich des kurzen *Bicepskopfes* mancherlei Variationen dar, theils gröberer, theils feinerer Natur. Die ersteren erscheinen zum Theil als Abnormitäten, welche sich vergleichend-anatomisch gar nicht verwerthen lassen, zum Theil aber verweisen sie auf Zustände, welche als nothwendige Durchgangsstufen vorausgesetzt werden müssen. Die feineren Variationen, die namentlich die Ausdehnung und Beziehungen des Ursprunges sowie den Faserverlauf im Inneren betreffen, bedürften meines Erachtens einer erneuten Bearbeitung, da bisher einheitliche Gesichtspunkte für dieselbe nicht bestanden haben.

Erst durch die vergleichende Betrachtung gewinnt man Verständnis für das Wesen auch dieses menschlichen Befundes. Derselbe reiht sich zwar unter diejenigen Formen, die wir bisher betrachtet haben, aber dieselben nähern sich ihm in verschiedener und mannigfaltiger Weise, so dass man doch für den Menschen eine Eigenart zugestehen muss.

Was zunächst den Ursprung des Muskels anbetrifft, so ersehen wir, dass die Beziehung desselben zur *Linea aspera* des Femur keineswegs als das Ursprüngliche und Wesentliche anzusehen ist. Auch für den Menschen muss ein Zustand vorausgesetzt werden, wo



die Fasern des kurzen Kopfes wesentlich von bindegewebigen Theilen ihren Ursprung nahmen. Die Beziehungen zur Glutealinserion, die wir durchgehend bei den anderen Formen hervortreten sahen, zeigt sich auch beim Menschen deutlich, namentlich bei der Betrachtung jugendlicher Stadien. Ich verweise auf die Abbildung von einem 8 cm langen Embryo und die vom Neugeborenen, welche ich auf Fig. 5 und 6 gegeben habe.

Wie in der allgemein schlankeren Formation des Beines, so ergeben sich auch in der Konfiguration des Muskels für das jüngere Stadium gewisse Anklänge an den Gibbon, doch dürfte der kurze Kopf beim menschlichen Embryo relativ stärker entwickelt sein. Allerdings scheinen mir in diesem Punkte bereits beim Embryo stärkere individuelle Schwankungen vorzukommen. In dem Jugendzustande kann man von einem eigentlichen Knochenursprung noch nicht sprechen. Das Übergreifen auf das Lig. intermusculare laterale, welches von HENLE ausdrücklich erwähnt wird, erscheint als ein Rest der ursprünglichen Befestigungsweise des Muskels.

Man findet, z. B. bei den Verhandlungen über das Femur des Pithecanthropus, auch in anderen Arbeiten eine gewisse Überschätzung des Antheils, den der kurze Bicepskopf an der Erzeugung der Linea aspera haben soll. Ich glaube, dass hierfür die anderen dasselbst inserirenden Muskeln weit mehr in Betracht kommen und dass es nicht erlaubt ist, aus der schwachen Ausprägung der Linea aspera auf besondere Schwäche des kurzen Kopfes zu schließen, wie das FRAIPONT gethan hat.

Bei der Beschreibung der fossilen Menschenknochen von Spy betont er die Schwäche der Linea aspera des Femur und sagt:

»La courte portion du biceps fémoral, qui s'insère suivant les trois quarts inférieurs de la ligne âpre et la partie supérieure de la branche extérieure de la bifurcation inférieure, devait être très faible chez le No. 1, faible aune chez le No. 2«, womit die beiden in Frage kommenden Skelette bezeichnet sind. Ich würde einen solchen Schluss nicht wagen. Sehen wir doch bei Affen eine ganz schwache Linea aspera trotz bedeutender Entwicklung des kurzen Bicepskopfes, und andererseits (bei Catarrhinen) die Ausprägung einer Knochenleiste wenigstens im Bereich der Diaphyse, verbunden mit vollständigem Fehlen des kurzen Bicepskopfes.

Der weit proximale Ursprung muss als das Primäre gelten. Es werden auch direkt Beziehungen zur Glutealinserion angegeben. Aus TESTUT's Zusammenstellung möchte man glauben, dass manche

Fälle, wie der von WOOD mitgetheilte, vielleicht auf die alten proximalen Beziehungen hinweisen, aber hier könnte doch nur die eigene Anschauung zur richtigen Beurtheilung des einzelnen Falles führen, wie z. B. der überzähligen Ursprungsbündel des Biceps vom Becken, resp. Cauda, wie sie von TESTUT und MACALISTER erwähnt werden, aufzufassen sind. Es könnten darin Anklänge an die caudofemorale Accessoriusbündel vorliegen, welche nichts mit dem kurzen Kopf zu thun haben.

Die Insertion des Biceps femoris fand beim Menschen ursprünglich eben so in der Unterschenkelfascie statt, wie bei anderen Primaten. Die Occupation des Capitulum fibulae als Knocheninsertion ist eine dem Menschen ausschließlich zukommende Erwerbung<sup>1</sup>. Dieselbe ist, wie ich finde, mit dem Schicksal des kurzen Bicepskopfes innig verknüpft, und da, wie mir scheint, dieser Punkt bisher unbeachtet geblieben ist, so will ich in Kürze darauf hinweisen. Jugendliche Stadien zeigen uns den Biceps (Fig. 5—6) noch in den alten Zuständen der Insertion. Hier kann man noch nicht von einer eigentlichen Anheftung am Capitulum fibulae reden. Vielmehr ist hier offenbar dieselbe Beziehung zur Tibia, und zwar zum Condylus lateralis derselben ausgeprägt, wie bei den Formen, welche es nicht zu einer völligen Kniestreckung bringen. Die vereinigte Sehne der beiden Köpfe läuft in der Fortsetzung der Richtung des langen Kopfes zum Vordertheil der Tibia. Darunter aber erkennt man eine dreieckige bindegewebige Bildung, welche wie eine Art »Lacertus fibrosus« sich distal in die Unterschenkelfascie begiebt und gerade die Gegend des Capitulum fibulae einnimmt.

Die Bedeutung dieser Bildung kann nach dem oben mitgetheilten Affenbefunde nicht zweifelhaft sein: Wir haben es zu thun mit dem letzten Rudiment des »Trigonum subtendinosum«. Muskelfasern konnte ich beim Menschen nicht in demselben nachweisen. Es ist eben so bindegewebig verändert, wie bei Gibbon, wo wir schon die Beziehung zum Capitulum fibulae betonten. In der That ist es dieser rudimentäre Theil des kurzen Bicepskopfes, welcher beim Menschen sekundär verstärkt eine neue Funktion übernimmt und die Anheftung des gesammten Biceps an der Fibula vermittelt.

So hat der kurze Kopf eine entscheidende Rolle bei der defini-

<sup>1</sup> Abgesehen vielleicht von *Hylobates syndactylus*. Cf. oben KOHLBRÜGGE's Angaben.

tiven Gestaltung des ganzen Muskels gespielt und der lange Kopf hat durch ihn neue Beziehungen gewonnen. Die alten sind dabei noch deutlich erhalten geblieben. Die Insertionssehne des Flexor cruris lateralis am Condylus lateralis tibiae tritt uns beim Erwachsenen in den sehnigen Zügen entgegen, welche von HENLE unter dem Namen: »Lig. accessorium laterale genu« zusammengefasst worden sind. Auf Fig. 128 seiner Bänderlehre (pag. 146) giebt er ein trefflich scharfes Bild dieser Züge und ihres Zusammenhanges mit dem Biceps femoris.

Dessgleichen blieben auch Andeutungen des einstigen Trigonum subtendinosum zu weiter distal gelegenen Theilen der Unterschenkel-fascie bestehen. Dahin gehören sehnige Züge, welche, wie GEGENBAUR sagt, einen »Lacertus fibrosus« darstellen können.

Auch gehören hierher wohl zum Theil die Fälle, in welchen von einer weiter distal ausgedehnten Insertion des Biceps die Rede ist.

Die Beurtheilung solcher distalen Abzweigungen des Biceps femoris, welche sich mit der Unterschenkel-fascie, der Achillessehne, den Gastrocnemien verbinden können, ist keineswegs leicht und die meist kurzen Angaben der Autoren lassen keine Entscheidung darüber zu, in wie weit solche Abweichungen mit der ehemals weiter distal reichenden Insertion des kurzen Kopfes in Beziehung zu bringen sind. — Viele der von TESTUT als »fascie.-ischiotibial, ischio-aponeurotiques, ischio-calcaneiens« zusammengestellten Abweichungen dürften wohl gar nichts mit dem kurzen Kopfe zu thun haben, andere lassen denken an die alten Zusammenhänge zwischen den Beugern des Ober- und Unterschenkels überhaupt. Hierher gehören die Fälle von accessorischen Gastrocnemius-Köpfen, welche HINTERSTOISSER zusammengestellt hat. Derselbe Autor versucht eine vergleichend anatomische Erklärung der Abweichungen im Bereiche der Unterschenkelbeuger, deren Insertion sich bei den »meisten niederen Thieren viel tiefer herab erstreckt als beim Menschen«. Es fragt sich hierbei vor Allem, ob für den Menschen ein Vorfahrenzustand vorauszusetzen ist, wo der Flexor cruris lateralis eine weite Insertionsausdehnung über den Unterschenkel besaß, wie wir dies bei niederen Formen antreffen. Diese Frage, welche mit der Ausbildung des aufrechten Ganges zusammenhängt, wollen wir im Schlusskapitel noch einmal berühren.

Die Vereinigung der beiden Köpfe zu einem Muskel ist natürlich für den Menschen eine eben so sekundäre Erscheinung, wie für die anderen Wesen mit Biceps femoris. Ich finde den Connex

schon bei jüngeren Embryonen ganz fest, so dass die alte Unabhängigkeit der beiden Gebilde von einander ziemlich stark verwischt erscheint. Aber mag sie auch einer weit zurückliegenden Periode angehören, so wird doch die vollständige Trennung der beiden Köpfe noch manchmal auf atavistischem Wege wieder vorgeführt. Solche Fälle sind schon öfter beschrieben worden, früher von MACALISTER, neuerdings von HEBURN. Im Falle des Letzteren war der kurze Kopf stärker als der lange, entsprang vom Lig. intermusculare externum und der Linea aspera zwischen Adductor magnus und Vastus lateralis bis zum Gluteus hinauf.

Die Differenzirung des Faserverlaufs im Inneren des Muskels ist meines Erachtens bisher nicht genügend betont worden. Es sollte in die Beschreibung des kurzen Kopfes aufgenommen werden, dass man eine Sonderung in dieselben Portionen nachweisen kann, wie man sie bei niederen Primaten, z. B. Ateles, Schimpanse antrifft (cf. Fig. 6). Oberflächliche, mehr proximal entspringende Züge gewinnen eine der Sehne des langen Kopfes mehr und mehr parallele Richtung, während tiefere, mehr distal entspringende Züge in einem größeren Winkel auf die gemeinsame Endsehne auftreffen.

Abnormer Weise dürfte wohl auch eine schärfere Sonderung der Portionen vorkommen (MACALISTER).

Dass der kurze Kopf gänzlich fehlen kann, ist eine bekannte Sache. OTTO, MECKEL, BUDGE, THIELE, KNOTT haben solche Fälle beschrieben. Man sollte aber neuere Vorkommnisse derart genau darauf hin prüfen, ob nicht irgend welche Rudimente des vermissten Gebildes sich doch vorfinden. Aus eigener Anschauung kenne ich keinen solchen Fall. Ich beurtheile ihn naturgemäß als eine ganz sekundäre Abweichung ohne atavistischen Charakter.

Die Ausdehnung des Ursprunges nach dem Knie zu variirt bekanntlich ganz besonders stark, und gerade dieser Punkt sollte genauer statistisch aufgenommen werden zur Entscheidung der Frage, ob beim Menschen ein sekundäres Hinaufrücken der distalen Grenze sich findet. Da ja der Muskel von der proximalen Seite abwärts gewandert ist, so ist das Absteigen bis zum Knie hin ein Schritt auf dem Wege der Fortbildung des kurzen Kopfes, aber es wäre ja möglich, dass der Mensch darin das Maximum der Entfaltung dieses Muskels schon überschritten hat. Nach den Befunden an jugendlichen Zuständen bin ich geneigt zu glauben, dass unsere Vorfahren eine stärkere Ausbildung des kurzen Kopfes besaßen.

Für diese Frage dürfte eine Beschreibung sehr interessant sein,



welche HYADES und DENIKER in ihrer »Mission scientifique du Cap Horn« als Ergebnis einer von TESTUT vorgenommenen Zergliederung der Schenkelmuskulatur eines erwachsenen Feuerländers geben (pag. 86): »A la region postérieure, le demitendineux et le demimembraneux sont entièrement normaux. Il en est de même de la longue portion du biceps; quant à la courte portion elle présente un développement, comme nous n'en connaissons par d'exemple. Ses insertions d'origine commencent au grand trochanter et de là s'étendent sans interruption jusqu'au condyle interne, le long de cette immense ligne les faisceaux charnus s'attachent partout où ils trouvent une surface d'insertion convenable: ligne âpre du fémur, aponévrose du vaste externe, face antérieure du tendon fémoral du grand fossier.«

Ein ähnliches Resultat ergab die Untersuchung eines 12 $\frac{1}{2}$  Monat alten Feuerländer Kindes (männlichen, pag. 103): »Quant à la courte portion du biceps, elle est beaucoup plus développée, quelle ne l'est d'habituelle.«

Danach scheint die stärkere Ausbildung des kurzen Bicepskopfes den Feuerländern allgemeiner zuzukommen. Diese Angabe ist die einzige genauere und zuverlässige, welche ich über Rassenverschiedenheiten des kurzen Bicepskopfes ausfindig machen konnte. Sie zeigt, dass Verschiedenheiten zwischen den Rassen bestehen, und man muss den gänzlichen Mangel einer vergleichenden Myologie der Menschenrassen tief bedauern. Die Anthropologie hat sich bisher fast ausschließlich aufs Skelet — und hier wieder auf den Schädel beschränkt, von den Weichtheilen niederer Rassen wissen wir fast nichts. Wie ich anderen Orts betont habe, ist es die höchste Zeit, hierin wenigstens etwas zu thun, damit die werthvollen Quellen der Erkenntnis des menschlichen Stammbaumes, welche in der Verschiedenheit der Muskulatur, des peripheren Nervensystems, der Gefäße etc. gegeben sind, nicht für alle Zeit verloren gehen. Möchte doch auf diesem Gebiete die aufblühende Kolonialmacht Deutschlands nicht ohne wissenschaftliche Früchte bleiben.

Man erkennt zugleich, wie wenig von einer wissenschaftlichen Ausbeutung des Rassenmaterials die Rede sein kann, wenn nicht die vergleichende Anatomie und eine genaue Kenntnis der Primaten- und Säugethierzustände dabei mitwirken.

Auch die Varietäten des Biceps unserer einheimischen Rassen bedürfen künftig genaueren Studiums. Konnten wir auch einige der Abweichungen bestimmt als atavistisch, andere bestimmt als sekundär nachweisen, so ist doch für manche Fälle die vorliegende

Schilderung zu ungenau, um entscheiden zu können, ob es sich überhaupt um eine Abnormität des kurzen Bicepskopfes handelt. So bleibt vorläufig der von GRUBER mitgetheilte Fall unklar, in welchem ein zweiter Bicepskopf vom medialen Condylus femoris und vom Gastrocnemius-Ursprung ausging. Die Kenntniss der Innervation fehlt hier und dies macht eine Beurtheilung des Befundes unmöglich.

## 7. Edentaten.

Anhangsweise möchte ich hier in Kürze auf die höchst auffällige Angabe eingehen, wonach bei Edentaten sich ein Biceps femoris finden soll. Die Beschreibungen von Autoren, wie HUMPHRY, MACALISTER u. A. lassen kaum einen Zweifel am Thatbestande. Es fragt sich nur, ob die Deutung eine richtige ist und ob wirklich eine so direkte Vergleichung, wie sie neuerdings PARSONS zwischen Ateles und Myrmecophaga vorgenommen hat, berechtigt ist. Er bezeichnet die Anordnung der Muskeln bei beiden bezüglich des Biceps als »almost identical«.

Leider stand mir kein genügendes Material zur Verfügung, um für die Edentaten im Ganzen das Problem lösen zu können, aber so viel habe ich doch erkannt, dass man die Zustände der Edentaten durchaus nicht einheitlich beurtheilen kann. In Betreff der Schenkelmuskulatur bestehen Differenzen ähnlicher Art wie bei den Affen. Dasypus folgt dem Typus der niederen Säugethiere und soll desshalb später beschrieben werden, aber bei Manis fand ich allerdings eine Anordnung der Muskulatur, die in Übereinstimmung mit den von Myrmecophaga vorliegenden Schilderungen frappant an die Bicepsbefunde der Primaten erinnerte.

Die Untersuchung der rechten Seite eines männlichen erwachsenen Exemplars von *Manis javanica* ergab mir folgendes Resultat:

Am Tuber entspringen die Flexoren des Schenkels, unter denen man deutlich mediale und laterale Massen sondern kann. Zwischen beiden erscheint eine ziemlich starke Muskelmasse, die distalwärts in der Fersenregion in sehnige Massen übergeht, das ist der sogenannte »kurze Kopf«. Der lange Kopf oder besser Flexor cruris lateralis ist ziemlich schmal und inserirt unterhalb des Knies in der Fascie des Unterschenkels. Proximal davon nimmt eine starke Muskelmasse den ganzen Oberschenkel ein. PARSONS bezeichnet sie als Caudofemoralis, ich halte sie für einen Theil der Glutealmuskulatur. Erst nach Durchschneidung dieser beiden Muskeln wird man

jenes räthselhaften Gebildes ansichtig, welches als kurzer Kopf aufgeführt wird. Es handelt sich um eine sehr derbe dreieckige Muskelplatte, welche vom mittleren Theil des Femur entspringt, proximal bis zum mächtigen Trochanter major reichend.

Die Fasern konvergiren distal und bilden den oben erwähnten Strang, der sich bis zum Fuß verfolgen lässt.

Die Hauptsache bleibt die Feststellung der Innervation. Unter dem kurzen Kopfe läuft der Nervus peroneus und tritt in der typischen Weise am Unterschenkel in die Peronealmuskeln ein, mit welchen der kurze Kopf keinen Zusammenhang zeigt.

Es gelingt leicht, den Peroneus bis weit proximal vom Tibialis zu sondern. Nun erkennt man, dass zwei Äste am Oberschenkel von ihm abgehen, ein distaler Hautnerv, welcher den langen Kopf durchbohrt, und ein mehr proximaler Nerv, der sich alsbald in drei kleinere Äste sondernd, an den kurzen Kopf herantritt. Es kann somit an der gleichen Innervation dieses sonderbaren Gebildes und damit an der Homologisirung mit dem kurzen Kopfe der Primaten kein rechter Zweifel bestehen — ein Resultat, auf dessen Tragweite ich hier nicht eingehen will.

Irgend eine Beziehung zum langen Kopfe besitzt der Muskel nicht. In der Selbständigkeit beider Biceps-theile wird wohl an die Zustände wie etwa bei Orang und Ateles erinnert, aber der ganze Habitus des Muskels ist doch so von dem Bilde des kurzen Kopfes bei den Affen abweichend, dass eben nur die gleiche Innervation die an sich so wenig plausible Homologie dieser Theile zur unumgänglichen Annahme macht. Bezüglich der Insertion fällt auf, dass keine Beziehung zur fibularen Seite des Unterschenkels besteht, dass vielmehr der beträchtliche distale Theil des Muskels sich ziemlich genau auf der Hinterfläche der Extremität hält.

Leider war es mir nicht möglich, Bradypus und Choloepus zu untersuchen. Hoffentlich wird diese Lücke bald ausgefüllt und liefert das Ergebnis einen wichtigen Beitrag zur Lösung der schwierigen Frage nach der Stellung der Edentaten im Säugethierstamm.

## II.

### Die Formen ohne Biceps femoris. Der Tenuissimus.

#### 1. Primaten.

Die Zahl von Primaten, bei welchen ein typischer Biceps femoris vorhanden ist, muss als klein beurtheilt werden gegenüber dem weit

verbreiteten Zustände des Flexor cruris lateralis, d. h. eines Muskels, welcher zweifellos dem langen Kopf des Biceps femoris homolog, dennoch eines kurzen Kopfes entbehrt. Wir kommen damit an die große Kluft, welche sowohl innerhalb der Platyrrhinen als der Catarrhinen Formengruppen aus einander reißt, von denen wir gewöhnt sind, sie als nah mit einander verwandt und in fast allen Punkten ihrer Organisation ohne Weiteres mit einander vergleichbar zu erachten.

Die Ausfüllung dieser Kluft betrifft offenbar den Kernpunkt des ganzen Problems, mit welchem wir uns hier beschäftigen. Der einzige Weg, auf dem dieses Ziel erreicht werden kann, ist in einer konsequenten vergleichenden Betrachtung der Primaten gegeben. An ihnen müssen wir erkennen, ob die Auffassungsweise EISLER's zu Recht besteht, wonach Homologa oder besser Rudimente des kurzen Bicepskopfes bestehen. Die Affen sind bisher von einem solchen Gesichtspunkte aus noch nicht untersucht worden. Um so lohnender war das Ergebnis, welches eine sorgfältige Prüfung der Rollschwanzaffen, der Arctopitheken und der niederen Affen der alten Welt mir ergab — lohnend besonders in den unabweisbaren Konsequenzen der Resultate, durch welche die ganze Beurtheilung der Stellung der niederen Affen zu den höheren eine Umänderung erfährt.

## A. Platyrrhinen.

### 1. Cebus.

Wir beginnen mit den Rollschwanzaffen und wollen deren Zustand mit dem der Greifschwanzaffen vergleichen.

Von *Cebus capucinus* habe ich vier Exemplare untersucht und bei allen auf beiden Seiten dasselbe Ergebnis gehabt. Ich wähle zur Beschreibung ein weibliches Exemplar von 30 cm Rumpf- und 50 cm Schwanzlänge. Die Proportionen der Gliedmaßen sind von denen eines *Ateles* nicht wesentlich verschieden. Die von der Haut befreite Außenseite der hinteren Extremität zeigt ein von den allen bisher geschilderten Formen verschiedenes Verhalten (Fig. 11). Der Flexor cruris lateralis (*F.l.*) deckt die tieferen Theile zu. Am Ursprung vom Tuber ischii ist er mit dem Semitendinosus eben so verbunden, wie sein Homologon, der lange Bicepskopf, und eben so wie dieser empfängt er weit proximal den typischen tibialen Ischiadicusast. An der Gleichstellung dieser Muskeln kann also kein Zweifel sein trotz der Verschiedenheit der Insertion. Bezüglich der letzteren vermittelt



der Orang noch am besten den Zustand des schlanken, mit wohl-  
ausgeprägter Tibialinsertion versehenen langen Kopfes mit dem breit  
plattenförmig ausgedehnten Muskel, der beim Orang allein unter den  
Formen mit Biceps eine Ober- und Unterschenkelinsertion aufweist.  
In noch größerer Ausdehnung treffen wir dieselben bei Cebus an.

Die Insertion am Oberschenkel geschieht in der Fascia femoralis,  
und zwar von der Mitte des Femur bis zur Kniegelenkscapsel.  
Proximal davon ist der Rand des Muskels frei und stößt an den  
distalen Rand des oberflächlichen Gluteus (*Gl*), der etwa eben  
so stark wie bei Ateles entwickelt ist. Von dem Hervortreten  
einer Glutealsehne kann nicht die Rede sein, da gerade in der be-  
treffenden Gegend der laterale Flexor inseriert. Die schräg aufstei-  
genden Faserzüge des letzteren gewinnen nach dem Knie zu eine  
dem Oberschenkel parallele Richtung, um am Unterschenkel einen  
schräg distal gerichteten Verlauf anzunehmen. So kommt eine  
Fächeranordnung der Muskelfasern zu Stande, die überall in der  
Fascie enden. Eine Knocheninsertion fehlt gänzlich. Zwar lassen sich  
gerade unter dem Knie etwas straffere Sehnenzüge nach dem Vorder-  
rand der Tibia hin verfolgen, aber zu einer eigentlichen Insertion  
am Condylus lateralis tibiae kommt es hier nicht. Die Unterschenkel-  
portion des Flexor ist weniger mächtig als der übrige Muskel. Ihre  
Insertionslinie weicht in einer konkaven Linie von der Fibularkante  
des Unterschenkels zurück, um mit einem ganz distal gelegenen  
Bündel wieder mehr vorzuspringen. Dadurch stellt sich diese schmale  
Partie als etwas Besonderes dar, und wenn man den Flexor durch-  
schneidet, so erkennt man, dass jenes distale Bündel ihm gar nicht  
zugehört, sondern das Ende eines besonderen Muskels darstellt,  
welcher unter dem Flexor cruris lateralis gelagert ist — eines langen  
schmalen Muskels (*T*), der sofort durch seine ganze Erscheinungs-  
weise an den bei niederen Säugethieren gefundenen und namentlich  
von englischen Autoren beschriebenen Tenuissimus erinnert. In der  
That haben wir es mit einem solchen zu thun. Das etwa 2 mm  
breite und ca. 13 cm lange Muskelband geht aus einer ganz zarten  
Sehne hervor, welche an der medialen Fläche des Gluteus aus dessen  
Fascie heraus entsteht. Ein Knochenursprung besteht nicht. Der  
Muskel kommt unter dem distalen Glutealrand hervor und verläuft  
in fast gerader Richtung auf der Medialfläche des Flexor cruris la-  
teralis, erst den Semimembranosus, dann den Semitendinosus kreuz-  
end zum oberen Drittel des Unterschenkels und kommt dann an der  
oben beschriebenen Stelle zum Vorschein.

Die Innervation des Tenuissimus geschieht durch einen feinen Ast (*p*), welcher von der lateralen Fläche des noch ungetheilten Ischiadicus (*I*) im proximalen Viertel der Oberschenkelänge entsteht; er gehört dem Peronealtheile des Ischiadicus an. Im proximalen Drittel erreicht er das Muskelband.

Diese Thatsachen genügen, um uns über die morphologische Bedeutung des Tenuissimus aufzuklären. Unzweifelhaft liegt hier ein ganz ähnlicher Befund vor, wie er von EISLER bei Didelphys gemacht wurde, und die Vermuthung jenes Autors wird durch meine Untersuchung an der Primatenform als richtig bestätigt.

Der Tenuissimus ist das Homologon des kurzen Bicepskopfes.

Dies Resultat stützt sich in erster Linie auf die gleiche Innervation beider Muskeln durch einen Peroneusast. Aber auch die topographischen Beziehungen harmoniren mit dieser Deutung trotz aller scheinbaren Verschiedenheit. Am Ursprung lässt der Muskel Beziehungen zur Glutealmuskulatur erkennen; das Gleiche fanden wir beim kurzen Bicepskopfe allgemein. Der Knochenursprung des letzteren stellt durchaus nicht eine allgemeine Regel dar; bei Greifschwanzaffen dienten nur Fascientheile, und zwar im Bereiche der Glutealsehne zum Ursprung. Auch in der Insertion bestehen Ähnlichkeiten, in so fern der Tenuissimus sich dem Flexor cruris lateralis anschließt. Kommt auch kein Biceps zu Stande, so ist doch eine topographische Beziehung der Anheftungen beider »Köpfe« im Princip auch bei Cebus unverkennbar.

Wir haben somit einen festen Boden für die Erklärung der auffälligen Verschiedenheit nahe verwandter Affenformen gefunden. Nun erwächst die Aufgabe, stammesgeschichtlich diese Differenz zu beleuchten. Hat sich der kurze Bicepskopf aus einem Tenuissimus entwickelt, oder umgekehrt? Oder liegt eine dritte Möglichkeit vor? Die Beantwortung dieser Fragen muss dem allgemeinen Theil der Arbeit vorbehalten bleiben. Für die Untersuchung der weiteren Objekte genügt es, die Homologie der Muskeln und den unzweifelhaft rudimentären Charakter des Tenuissimus im Auge zu behalten. Von einer besonderen Funktion kann bei diesem minutiösen Gebilde keine Rede sein, zumal der Muskel von dem mächtigen Flexor cruris lateralis völlig überlagert wird. Somit können wir aus den Thatsachen bereits den Schluss ziehen: Hier muss ein altes Erinnerungsstück vorliegen, das mit Zähigkeit festgehalten wurde, dessen völliger Schwund aber keine Verwunderung hervorrufen könnte.

Sehen wir nun zu, wie sich die anderen amerikanischen Affen in diesem Punkte verhalten.

## 2. *Nyctipithecus*.

Von den Schlaff-Schwanzaffen untersuchte ich nur ein Exemplar von *Nyctipithecus trivergatus* (Rumpflänge 22 cm, Schwanzlänge 33 cm). Auf beiden Seiten des Thieres fand ich einen deutlichen *Tenuissimus*.

Die Extremitäten sind schlanker als bei *Cebus*, der Unterschenkel stark seitlich komprimirt. Die Glutealmuskulatur greift weiter distal als bei *Cebus* und die Glutealendsehne wendet sich zur Hinterfläche des Femur. Der Flexor cruris lateralis ist schwächer entwickelt als beim Rollschwanzaffen. Eine Oberschenkelinsertion ist nur angedeutet durch lockere Anheftung des oberen Muskelrandes an die Fascientheile, aber die Muskelfasern ziehen nicht wie bei *Cebus* und Orang schräg zum Oberschenkel empor, sondern laufen alle in gerader Richtung zum Knie, von da aus distal sich fächerförmig in nur geringer Ausdehnung verbreitend. Dieser Befund erinnert mehr an den langen Bicepskopf, auch in der Ausprägung von Sehnenzügen, welche zum oberen Tibialrande ziehen. Der *Tenuissimus* verhält sich wie bei *Cebus*. Die Ursprungssehne, dünn wie ein Faden, entsteht auch hier auf der Medialfläche des Gluteus aus Fascientheilen ohne Beziehung zu Knochen. An der Insertion ist die Verbindung mit dem Flexor lateralis eine so innige, dass man ohne Kenntnis anderer Befunde schwerlich zu einer richtigen Deutung käme. Der Nerv entsteht aus dem schon deutlich gesonderten Peroneus in der Mitte des Oberschenkels und ähnelt durch diese mehr distale Lage dem typischen Nerven des kurzen Kopfes in hohem Maße.

## 3. *Arctopithecii*.

Von Hapaliden habe ich ein reiches Material untersucht. Fast durchweg lagen mir mehrere Vertreter der Species *H. oedipus*, *rosalia*, *iacehus*, *penicillata*, *albicollis* vor.

Bei allen habe ich den *Tenuissimus* gefunden.

Da eine ziemlich große Eintönigkeit der Befunde herrscht, so genügt die ausführliche Behandlung eines Objektes, wofür ich als Prototyp ein weibliches Exemplar von *H. oedipus* wähle (Rumpflänge 20 cm, Schwanzlänge 33 cm). Die allgemeine Anordnung der

Muskulatur erinnert am meisten an *Nyctipithecus*. Die Glutealmuskulatur ist in entsprechender Weise ausgebildet und greift auch hier mit ihrer Sehne weit distal auf die hintere Fläche des Oberschenkels über. Der *Flexor cruris lateralis* ist kräftiger als bei *Nyctipithecus* und occupirt den Oberschenkel noch weiter proximal hinauf, als dies bei *Cebus* und Orang der Fall ist. Am proximalen Rand steigen die Fasern ziemlich steil empor und inseriren in der straffen *Fascia femoralis*, den *Gluteus* überlagernd. Distal breiten sich die Fasermassen fächerförmig aus und enden in der Kniegelenkscapsel, sowie in der *Fascia cruris*. Eine Knocheninsertion ist nicht vorhanden, nur einige straffere Fasern erinnern durch ihren Verlauf zum oberen Tibialrande an die Sehne des langen Kopfes anderer Formen. Der Muskel bleibt auf das proximale Viertel des Unterschenkels beschränkt. Sein distaler Rand setzt sich deutlich gegen eine dünnere heller gefärbte, zarte Muskelpartie ab, die, darunter zum Vorschein kommend, sich weiter auf die vordere Fläche des Unterschenkels erstreckt, als der *Flexor lateralis*. Sie stellt sich als die Insertion des *Tenuissimus* heraus. Nach Durchschneidung des *Flexor lateralis* liegt das dünne Muskelband in ganzer Ausdehnung vor und zeigt sich in völliger Übereinstimmung mit den Befunden bei *Cebus* und *Nyctipithecus*. Ein Knochenursprung ist nicht vorhanden; die feine Sehne entsteht auch hier auf der Medialfläche des *Gluteus*, muskulös geworden kommt das Gebilde am distalen Glutealrand zum Vorschein und läuft in einer Breite von nahezu 1 mm, einer Länge von  $5\frac{1}{2}$  cm zum bezeichneten Insertionspunkt. Die Innervation lässt sich deutlich konstatiren. Der sehr feine Ast kommt in der Mitte des Oberschenkels aus dem *Peroneus* und tritt in leicht bogenförmigem distalen Verlauf an das Muskelband heran.

Als einzige Besonderheit, die mir bei anderen *Hapaliden* auffiel, ist die noch größere Zartheit des nur noch  $\frac{1}{2}$  mm breiten *Tenuissimus* bei *Hapale jacchus* und *penicillata* zu erwähnen. Wichtiger ist ein Befund, den ich an zwei älteren Embryonen von *Hapale albicollis* machte. Diese Exemplare, welche ich vor Jahren im Uterus des mütterlichen Thieres (eines der vielen von Herrn Direktor HECK in Berlin der hiesigen Anstalt übersandten Objekte) vorfand, haben mir schon bei anderen Untersuchungen (*Descensus*, *Mesenterien*) werthvolle Dienste geleistet. Auch dies Mal haben sie Wichtiges ergeben. Bei der Kleinheit des Objektes (Rumpflänge 5 cm, Länge des Oberschenkels 1 cm) schien es mir fraglich, ob sich überhaupt das zarte Muskelgebilde werde nachweisen lassen. Dies gelang über Erwarten



gut. Der *Tenuissimus* zeigte sich unter der Lupe relativ bedeutend dicker als bei erwachsenen Hapaliden, im Übrigen in typischer Anordnung. Dadurch wird also eine ontogenetische Rückbildung wahrscheinlich und der Eindruck der rudimentären Natur des Muskels wird verstärkt.

### B. Niedere Affen der alten Welt.

Die Untersuchung einer großen Zahl von Theriopiirken aus der Gruppe der Semnopitirken, der Colobiden, der Cynocephaliden, der Makaken und Cercopiirken haben mir für alle diese Formen ein durchaus einheitliches Bild der Muskelkonfiguration der Außenseite des Oberschenkels ergeben. So übereinstimmend unter einander dieselben sind, eben so bestimmt weichen sie ab sowohl von allen amerikanischen Affen, als auch von den Anthropoiden.

Das Hauptergebnis ist: Bei keinem Thieraffen der alten Welt habe ich bisher eine Spur des *Tenuissimus* nachweisen können. Eben so wenig ist irgend sonst eine an den *Biceps femoris* erinnernde Bildung vorhanden. Der *Flexor cruris lateralis* beherrscht in mächtiger Entwicklung die ganze Region.

Als Prototyp wähle ich den Befund bei einem muskelkräftigen (weiblichen) Exemplar von *Inuus ecaudatus*. In der ganzen Formation des Oberschenkels tritt eine größere Plumpheit als bei den amerikanischen Affen hervor.

Der *Flexor cruris lateralis* ist eine starke Muskelplatte, welche neben der Gesäßschwiele vom *Tuber ischii* mit dem *Semitendinosus* zusammen entspringt, fächerförmig ausstrahlend den ganzen Oberschenkel occupirt und nahezu die proximale Hälfte der fibularen Kante des Unterschenkels zur Insertion benutzt. Alle anderen Muskeln der Gegend werden durch diese enorme Entwicklung des langen *Bicepskopfes* verdeckt, sogar der *Gluteus*. Das Homologon des menschlichen *Gluteus maximus* erscheint als ein ganz unbedeutender Muskel, der in der Tiefe versteckt kaum über den *Trochanter major* hinausgeht und an der hinteren Fläche des Femur in der Fascie endet. Bei keiner anderen Affengruppe ist die distale Erstreckung des Muskels eine so unbedeutende und bei keiner anderen Primatengruppe ist sein Volumen so gering.

Die Fasern des *Flexor lateralis* steigen am proximalen Rande des Muskels steil empor, weiter distal breiten sie sich fächerförmig aus und inseriren theils in der *Fascia femoralis*, theils in der Kniegelenkscapsel und theils in der *Fascia cruralis*. Ein Sehnenblatt

schiebt sich vom Ursprung aus eine Strecke weit in den Muskel hinein vor; indem die distalen Fasern von dieser Partie aus schräg abwärts verlaufen, entsteht eine Art von Fächeranordnung. Die distale Portion ist etwas schwächer als der übrige Theil des Muskels, zeigt aber sonst keine Besonderheit; nur springen die am meisten distal inserirenden Fasern am Unterschenkel etwas weiter vor als die anderen. Dies war ja gerade die Stelle, wo das Ende des *Tenuissimus* sich bei den amerikanischen Formen zeigte, und auf diese Stelle richtete ich doppelte Aufmerksamkeit, aber — umsonst. Weder bei *Inuus* noch einer der anderen Formen ließ sich etwas vom *Tenuissimus* entdecken<sup>1</sup>.

Nach Durchschneidung des Muskels kann man die mediale Fläche desselben absuchen und sich von dem negativen Faktum überzeugen. Man sieht den mächtigen Tibialast in die proximalen Theile des *Flexor lateralis* eintreten, aber man findet keinen *Peroneusast* wie beim *Tenuissimustypus*. Am distalen Gluteusrande kommt kein Muskelband zum Vorschein, und auch die Prüfung der medialen Gluteusfläche zeigt uns nichts vom Verbleib des gesuchten Muskels. Ein starker Hautast des *Peroneus* geht unweit des Knies ab und durchbohrt die Insertion des *Flexors*, wie sich das in ähnlicher Weise auch bei den amerikanischen Formen findet. Mit dem *Tenuissimus* haben diese Dinge nichts zu thun, und so stehen wir vor dem Räthsel: Warum haben diese Affen keinen *Tenuissimus*? Haben sie ihn nie besessen, oder haben sie ihn verloren?

Es dürfte nicht schwer zu errathen sein, zu welcher Antwort ich hinneige. Dass jenes Muskelband verloren ging, lässt sich begreifen, dass es aber, funktionslos, wie es ist, bei einem Makaken sich neu bilden solle — einen solchen Gedankengang vermag ich nicht einzuschlagen.

Ich bekenne aber offen, wie schwer mir die Konsequenz gefallen ist, den scheinbar doch so einfachen Zustand der Beinmuskulatur der *Catarrhinen* als sekundär verändert ansehen zu sollen.

Mit verstärkter Sorgfalt prüfte ich die anderen Formen, um immer zu demselben negativen Ergebnis zu gelangen. Dasselbe wurde mir bei den weiteren Betrachtungen immer werthvoller. Ergeben sich doch zahlreiche Schlüsse daraus. Zunächst einmal der, dass

<sup>1</sup> Auf die Litteratur über diese Formen gehe ich nicht weiter ein. Die einfache Beschreibung, wie sie ja vielfach sich findet, im besten Falle noch die Betonung, dass der *Biceps* dieser Affen keinen kurzen Kopf habe, wie wir dies bei *CHAMPNEYS* lesen, nutzt für das Verständnis gar nichts.

in diesem Punkte der Muskelgestaltung die funktionelle Seite ganz in den Hintergrund tritt. Das Bein eines *Cercopithecus* ist von dem eines *Cebus* nicht so verschieden, dass daraus Muskeldifferenzen wie die vorliegenden erklärlich würden. Bei *Cercopithecus entellus* hat der *Flexor lateralis* eine mehr gracile Gestalt als bei den Makaken. Eben so finde ich es bei *Semnopithecus* und *Colobus* (*guereza* und *satanas*).

Schwache Schnenzüge in der Gegend des oberen Tibialrandes erinnern vielfach an die Bicepssehne, aber zu Knocheninsertionen kommt es bei keinem dieser Thiere. Ein neugeborener *Cynocephalus anubis* bietet den gleichen Befund. Diese Übereinstimmungen scheinen mir für die nahe Verwandtschaft der Thieraffen der alten Welt unter einander zu sprechen und ich glaube, dass der Zeitpunkt gekommen ist, ihre Trennung von den Menschenaffen viel schärfer zu betonen, als dies bisher geschehen ist. Die unglücklich gewählte Bezeichnung der Catarrhinen zusammen für Thier- und Menschenaffen muss fallen.

## 2. Carnivoren.

*Aretitis Binturong* ist eine der primitiveren recenten Carnivoren-Arten und bietet, wie die *Procyoniden* überhaupt, zu denen er gestellt wird, in manchen Punkten direktere Anknüpfungen an die *Creodonten* dar, als die einseitiger entwickelten Gruppen, z. B. der *Musteliden* und *Feliden*. Auch sein Vorkommen auf dem malayischen Archipel, vielleicht auch auf dem Himalaya, ist bemerkenswerth. Es war mir daher sehr willkommen, ein Exemplar des *Binturong* untersuchen zu können, dessen Rumpflänge 60 cm betrug, während der bekanntlich mächtig ausgebildete Wickelschwanz eine Länge von beinahe 70 cm erreichte.

Der Befund bei diesem Thier ist so klar und in den Einzelheiten gut ausgeprägt, dass ich ihn der Betrachtung der Carnivoren als Prototyp voransetze (Fig. 12).

*Aretitis* besitzt den *Tenuissimus* in einer solchen Stärke, dass der Name hier kaum noch passend erscheint (*T*).

Was die Hauptpunkte der umgebenden Muskulatur anlangt, so weit sie für unsere Betrachtung von Wichtigkeit ist, so sehen wir vom *Tuber ischii* mit kurzer Sehne einen starken *Flexor cruris lateralis* (*F.L*) entspringen, dessen Fasern fächerförmig ausstrahlen zur Kniegelenkscapsel und zur Unterschenkelfascie, deren proximale Hälfte einnehmend. Auf den Oberschenkel greift er nicht über.

Hier dehnt sich die Glutealanheftung besonders auf der hinteren Fläche des Femur weit distal aus (*Gl*).

Der Ursprung des *Flexor cruris lateralis* ist mit dem *Semiten-dinosus* verwachsen (*St*). An dessen *Inscriptio tendinea* setzt sich ein kräftiger *Caudofemoralis* an (*Cf*).

Der *Tenuissimus* stimmt in allen wesentlichen Punkten mit dem entsprechenden Muskel bei den niederen amerikanischen Affen überein; während jedoch bei *Cebus* etc. das dünne Muskelband keinen Knochenursprung zeigt, sondern mit seiner zarten Sehne aus der Glutealfascie hervorzugehen scheint, können wir bei den Carnivoren das Muskelgebilde bis zur Wirbelsäule verfolgen. Hier entspringt es mit kurzen und derben sehnigen Zügen von dem Querfortsatze eines der vordersten Caudalwirbel.

Als ein Muskelband von 5 mm Breite und etwa 1 mm Dicke zieht der *Tenuissimus* distalwärts unter dem *Gluteus*, dann unter dem *Flexor cruris lateralis*, an dessen distalem Insertionsende er frei zu Tage tritt. Die Sonderung ist hier eine so deutliche, dass man schon vor dem Anheben des *Flexor cruris lateralis* die Insertion des *Tenuissimus* als eine eigenartige Bildung erkennt. Indem sie sich verdünnt, zugleich aber bis zu 1 cm verbreitert, greift sie viel weiter bis zur vorderen Kante des Unterschenkels hinüber, vermittelt der Unterschenkelfascie bis zum Fuße hin ihre Wirkung ausdehnend. In diesem Falle dürfen wir wohl eine Funktion des Muskels annehmen. Dass sie in einer vom *Flexor* unabhängigen Drehung des Unterschenkels und Fußes nach außen bestehen dürfte, ist klar, unklar aber bleibt, wesshalb hierfür ein besonderer Muskel so tief am Unterschenkel angreift. Die Innervation ist hier bei *Arctitis* durch einen der Stärke des Muskels entsprechend relativ dickeren Nervenast des *Peroneus* (*p*) gegeben, der ziemlich weit proximal aus dem noch einheitlichen *Ischiadicus*stamm abgeht.

Wir haben hiermit den Urtypus der recenten Carnivoren bezüglich des *Tenuissimus* geschildert und wollen in Kürze eine Übersicht der anderen Carnivoren folgen lassen, nur die Abweichungen betonend.

An *Arctitis* schließt sich leicht *Nasua socialis* an, von dem ich zwei Exemplare untersuchen konnte. Auch hier konnte ich den *Tenuissimus* bis zur Caudalwirbelsäule zurück verfolgen. Der Muskel ist hier etwas schwächer entwickelt als bei *Arctitis*, er stimmt aber auch in der Stärke seiner Ausbildung bei beiden Exemplaren (die beide weiblich sind) nicht völlig überein, so dass individuelle Varia-



tionen sich kund geben. An der Insertion verschmilzt der Muskel mit dem distalen Ende des Flexor cruris lateralis in derselben Weise, wie wir dies bei amerikanischen Affen (*Cebus*, *Hapale*) beobachtet haben. Diese Vereinigung ist noch stärker geworden bei *Rhyzaena tetradactyla*, wo der Flexor cruris lateralis die Tenuissimusinsertion völlig zudeckt. Der Muskel ist etwas schwächer entwickelt, aber auch hier mit einem caudalen Knochenursprung versehen.

Wir sind damit zu den Musteliden gelangt, von denen wir im Ganzen sagen können, dass sie den Tenuissimus in typischer Weise besitzen, nur meist bedeutend verdünnt, während seine Breite immerhin noch etwas beträchtlicher ist als bei den Affen.

Ich führe von untersuchten Formen weiter an: *Crossarchus fasciatus*, *Galictis barbara*, *Herpestes griseus*.

Mit diesen Befunden stimmen die anderen Carnivorengruppen, der Caniden, Ursiden und Feliden so überein, dass eine ausführliche Schilderung überflüssig erscheint.

Der Hund mag als klassisches Objekt Jedem empfohlen werden, der aus eigener Anschauung den Tenuissimus kennen lernen möchte<sup>1</sup>. Unter dem mächtigen Flexor cruris lateralis und an der Insertion mit ihm verbunden, zieht er als ein Muskelband individuell wechselnder Breite dahin. Bei kräftigen männlichen Exemplaren habe ich ihn in einer Stärke der Entwicklung gefunden, welche dem Aretitis-Funde wenig nachsteht und der primitiven Stellung der Caniden voll entspricht. Der Ursprung geschieht von der Caudalwirbelsäule mit einer zwar fadendünnen, aber sehr straffen Sehne, die sich als selbständiges Gebilde unter dem Gluteus bis zum Knochen verfolgen lässt. Sobald das Gebilde muskulös geworden ist, empfängt es seinen Nerven aus dem Peronealtheil des noch einheitlichen Ischiadicus. Man kann gerade beim Hunde diese Verhältnisse sehr leicht konstatiren, da der Tenuissimusast viel stärker ist, als etwa bei den platyrrhinen Affen. Indem man den einheitlichen Ischiadicus in seine Bestandtheile zerlegt, kann man den Nervus tenuissimi verfolgen bis zu seiner ziemlich weit proximal gelegenen Abgangsstelle vom Peroneusstamm. Auch neugeborene Hunde und ältere Embryonen wurden untersucht mit gleichem Ergebnis. Recht wohl entwickelt finde ich ferner unseren Muskel bei einem jungen *Canis vulpes*.

---

<sup>1</sup> ELLENBERGER und BAUM erwähnen nichts vom Tenuissimus, bezeichnen hingegen (s. oben) den Flexor cruris lateralis wegen caudaler Ursprungsbündel als Biceps.

Hier ist das Übergreifen der ziemlich selbständigen Insertionspartie auf die vordere Fläche des Unterschenkels deutlich ausgeprägt.

Die Untersuchung eines neugeborenen *Ursus arctos* belehrte mich über die völlige Übereinstimmung der Bären mit den Hunden bezüglich des *Tenuissimus*. Dies gilt auch im Princip von den Feliden. Nicht uninteressant ist es, dass unsere Hauskatze den Muskel zwar in typischer Weise zeigt, aber mit unverkennbar starker Reduktionstendenz. Ich finde ihn bei mehreren erwachsenen Thieren nur als ein minimales Bündelchen. Anders gestalten sich die Dinge, sobald man jüngere Thiere heranzieht. Bei neugeborenen Katzen und älteren Embryonen ist er relativ sehr viel besser entwickelt.

Dies gilt auch von den wilden Feliden-Arten, die ich untersuchen konnte, so von neugeborenen von *Felis pardus*. Der Muskel bleibt hier weiter proximal in seiner muskulösen Beschaffenheit bestehen. Ein 32 cm langer neugeborener Löwe zeigte den *Tenuissimus* nicht nur von relativer Breite (3 mm), sondern auch von einer gewissen Dicke, so dass er geradezu die ungewöhnliche Beschaffenheit eines rundlichen Muskelgebildes offenbart. Die Selbständigkeit in Ursprung von der Caudalwirbelsäule und Insertion vor und unter dem *Flexor cruris lateralis* ist unverkennbar. Durch relative Mächtigkeit übertreffen diesen Befund noch zwei Embryonen von *Felis leo* von 5,5 cm Länge. Mit bloßem Auge konnte ich hier leicht den Muskel auffinden und unter dem Mikroskop die Breite desselben auf 0,8 mm feststellen.

### 3. Nager.

Auch bei den Nagethieren kommt der *Tenuissimus* vor, aber keineswegs mit der Konstanz, mit welcher er bei den Carnivoren auftritt. Große Gruppen der Rodentia habe ich vergeblich abgesucht, wo er hingegen gefunden wird, da folgt der Muskel in seiner Ausbildung demselben Typus, wie bei den Carnivoren und den platyrrhinen Affen.

Gänzlich fehlen dürfte der Muskel bei den Caviiden, von denen ich außer *Cavia cobaya* untersucht habe: *Dolichotis patagonica*, *Dasyprocta aguti* und ein junges Exemplar von *Hydrochoerus capybara*. Auch für die Dipodiden dürfte dasselbe gelten, wenigstens nach dem negativen Befunde an einem jungen *Dipus aegyptiacus* zu urtheilen.

Überrascht war ich durch die Resultatlosigkeit meiner Nachforschungen an den Murinen; weder bei Ratten noch bei Mäusen

habe ich bisher eine Spur unseres Muskels gefunden. Dennoch halte ich die Auffindung desselben nicht für unmöglich, da vielleicht individuelle Schwankungen eine Rolle spielen. Beim Hamster habe ich thatsächlich ein ganz zartes Rudiment des Muskels entdeckt.

Bei Leporiden besteht der Muskel. Bei Kaninchen findet man ihn leicht, als schmales zartes Band, ganz ähnlich wie bei Carnivoren.

Ausgezeichnete positive Befunde lieferten sodann die Sciuriden, die Myoxiden und die Hystriciden.

*Sciurus vulgaris*, wovon ich mehrere erwachsene und ein jüngeres Exemplar untersuchte, ist ein treffliches Objekt zur Demonstration eines an seiner Insertion ganz selbständigen *Tenuissimus*. Er schaut unter dem distalen Rande des mächtigen *Flexor cruris lateralis* als ein besonderer Muskel deutlich hervor, auch hier in der typischen Weise vorn übergreifend zur Unterschenkelkante. Der Muskel lässt sich proximal bis an die Caudalmuskulatur heran verfolgen, ohne dass ein sehniger Knochenursprung nachzuweisen wäre. Die Dimensionen des dünnen Muskelbandes sind etwa dieselben wie bei den an Körpergröße den Sciuriden gleichenden *Hapaliden*. *Xerus getulus* und *setosus* ergaben dasselbe Resultat.

Damit stimmt ferner *Myoxus glis*, von dem namentlich ein jüngeres Exemplar den Muskel, besonders die selbständige Insertion ganz vortrefflich zeigt.

Eigenartig sind die an *Hystrix cristata* beobachteten Zustände. Ich fand den *Tenuissimus* stärker entwickelt, als bei allen anderen Nagethieren. Reducirt erscheint allerdings die Ursprungspartie, da der Muskel mit einer ganz feinen Sehne aus der Glutealfascie hervorzugehen scheint. Im distalen Theile aber verbreitert er sich bedeutend, um sich dann wieder zu verjüngen und unter dem *Flexor cruris lateralis*, mit diesem vereint sich an der Unterschenkelfascie anzuheften. Der Nerv ist in der gewöhnlichen Weise hier, wie bei den anderen Nagern vorhanden.

#### 4. Edentaten.

Nachdem wir oben bei den Formen mit *Biceps* den Befund von *Manis* besprochen haben, müssen wir hier eine andere Ausbildungsweise der betreffenden Muskulatur folgen lassen, welche sich an die bei Carnivoren und Nagethieren bestehenden Zustände anschließt.

Einen *Tenuissimus* dieser Art habe ich bei *Dasypus novemcinctus* gefunden.

Die Ausbildung des Rückenschildes komplicirt etwas das Gesamtbild der Muskulatur an der Außenseite des Oberschenkels, aber man erkennt doch leicht den *Flexor cruris lateralis* als einen ziemlich mächtigen Muskel, dessen Fascieninsertion die Außenseite fast des ganzen Unterschenkels einnimmt. Unter ihm findet man einen platten schmalen Muskel, der von der Caudalwirbelsäule herkommt und bedeckt von dem distalen Ende der Insertion des *Flexor cruris lateralis* sich anheftet. Es ist der *Tenuissimus*, wie auch die Innervation aus dem *Peroneus* ergibt. Der Muskel hat zwar das bandähnliche Aussehen, wie bei anderen Formen, aber er ist proximal relativ kräftig entwickelt und verjüngt sich distal allmählich, um schließlich in eine schmale Endsehne überzugehen, wie dies bei keinem anderen Objekt bisher gefunden wurde. Endet doch bei Carnivoren und Nagern der *Tenuissimus* stets muskulös.

*Dasyus* gehört zu den Formen, welche verhältnismäßig die stärkste Ausbildung des *Tenuissimus* zeigen.

### 5. Beutelthiere.

Wenn die Marsupialier schon an sich für jede phylogenetische Untersuchung eine wichtige Rolle spielen, so haben wir in unserem Falle ganz besonders Anlass, ihre Zustände hier eingehend zu berücksichtigen. Dies wurde bereits in der Einleitung begründet. Dort wurde auf die Beutelthiere hingewiesen, einmal um der durch keine Sachkenntnis getrüben Hoffnung BOLK's willen, bei diesen niederen Säugethieren Vorfahrenzustände des kurzen *Bicepskopfes* zu finden, und ferner wegen der trefflichen Beobachtung EISLER's an *Didelphys*. Seine Angaben, sowie diejenigen der oben citirten englischen Forscher gaben mir die Anregung zu einer neuen Beurtheilung des ganzen Problems.

An einem großen Material von Beutelthieren konnte ich die meisten Angaben der Autoren bestätigen, gewann aber zugleich mit Rücksicht auf die Placentalier eine allgemeinere und richtigere Auffassung der Sachlage. Die Dinge liegen bei den Marsupialiern gar nicht so einfach, wie man etwa bei oberflächlicher Beurtheilung der »Niedrigkeit« dieser Gruppe erwarten sollte.

Wohl kommt der *Tenuissimus* vor, aber nur bei relativ wenigen Formen, so dass eine isolirte Untersuchung einiger Marsupialier zu bedenklichen Fehlschlüssen verleiten könnte. Sonderbarer Weise habe ich den Muskel gerade bei *Didelphys* vergeblich gesucht, obwohl ich



mehrere erwachsene Exemplare und ältere Beutelföten von *Didelphys virginiana*, ferner ein Exemplar von *Didelphys Azarae* und jüngere Beutelföten von *Didelphys aurita* untersuchte. Diese Differenz von dem Objekte EISLER's, *Didelphys cancrivora*, das mir leider nicht zur Verfügung stand, kann nach den oben gemachten Mittheilungen über das schwankende Verhalten des *Tenuissimus* bei anderen Säugethiergruppen, wie den Nagern, nichts weiter Überraschendes haben.

Für *Didelphys virginiana* kann ich die Angaben von COUES durchaus bestätigen bezüglich der von ihm als *Crurococcygeus* bezeichneten oberflächlichen caudalen Ursprungsportion des *Flexor cruris lateralis*. — Es handelt sich hier um eine ganz allgemein den Beuteltieren zukommende Anordnung der Theile. Bei *Thylacinus*, *Dasyurus*, *Phascolaretos* sind diese oberflächlichen Caudalursprünge von CUNNINGHAM, YOUNG, MACALISTER etc. beschrieben und ihre Beziehungen zum *Semitendinosus* dargelegt worden. Ich habe entsprechende Wahrnehmungen an *Phalangista vulpina* und *canina*, *Perameles nasuta* und *Gunnyi*, ferner an *Phascogale* und *Petaurus* gemacht. Die morphologische Beurtheilung dieser Caudalbündel kann uns hier nicht beschäftigen. Dass sie mit dem *Caudofemoralis* der Carnivoren etwas zu thun haben, ergibt sich aus der Beziehung zur Zwischensehne des *Semitendinosus*. EISLER ist geneigt, diesen Caudalkopf des *Flexor cruris lateralis* als etwas der eigentlichen *Bicepsgruppe* Fremdes anzusehen und denselben der ventralen Caudalmuskulatur zuzurechnen.

Mit dieser ventralen Natur des Muskels würde die Beziehung seiner Fortsetzung zum *Semitendinosus* und *Flexor cruris lateralis* sprechen. Bei den Beuteltieren sind offenbar ganz primitive Zustände der Beugemuskulatur erhalten geblieben, welche die Sonderung in *Flexor cruris lateralis* und *Semitendinosus* als unvollständig erscheinen lassen.

Wie COUES ganz richtig von *Didelphys virginiana* beschreibt, trennen sich Muskelfasern in der Gegend der *Inscriptio tendinea* vom *Semitendinosus* und bilden zwei Bündel, ein laterales und ein mediales; das letztere kehrt zum *Semitendinosus* zurück, während das erstere sich an das distale Ende des *Flexor cruris lateralis* anschließt. Dieses eigenthümliche Gebilde muss uns ganz besonders interessiren. Es trifft nämlich gerade dort auf den *Flexor cruris lateralis*, wo wir gewöhnt sind, die eventuelle Insertion des *Tenuissimus* zu finden, es umgreift sogar vielfach, wie dieser, den Unterschenkel, mehr bis zur vorderen Kante hin. Daraus ergeben sich Komplikationen, welche

lange Zeit hindurch mir eine klare Beurtheilung der Sachlage, namentlich bei Halbaffen (s. oben) außerordentlich erschwert haben. Wir fassen also dieses »Flexorenzwischenbündel« auf als einen Rest und als ein Zeugnis für den alten Zusammenhang von *Semitendinosus* und *Flexor cruris lateralis*.

Den niedersten Zustand traf ich beim Wombat, wo eine große gemeinsame Muskelmasse in der Fascie der hinteren Unterschenkelfläche endet, ohne dass eine Sonderung medialer und lateraler Theile gegeben wäre. Daran schließt sich der Befund bei *Didelphys virginiana*. Bei *Didelphys Azarae* ist das mediale (zum *Semitendinosus* zurückkehrende) Bündel geschwunden und nun ist der typische Befund erreicht, welcher das distale Ende des *Flexor cruris lateralis* mit der Inscriptio des *Semitendinosus* muskulös verbunden zeigt. Dies beobachtete ich bei *Phalangista vulpina* und *canina*, *Phascolaretos cinereus*, *Phascogale*, *Dasyurus Mangei* und *viverrinus*, *Petaurus*, *Perameles*, *Halmaturus Bennetti*.

Wie verhält es sich nun mit dem *Tenuissimus* der Beuteltiere? Als *Accessorius bicipitis* ist er von HAUGHTON bei *Thylacinus*, von MACALISTER bei *Sarcophilus*, von YOUNG beim *Opossum*, von MACCORMICK bei *Dasyurus viverrinus* beschrieben worden. Als ein Rudiment desselben betrachtet EISLER seinen Fund an *Didelphys cancrivora*. Dass er bei letzterem Objekt nicht voll erhalten war, darauf dürfte EISLER's Angabe über den Ursprung von der Insertion des *Gluteus* hinweisen.

Ich habe den Muskel gefunden bei *Dasyurus Mangei* an drei Exemplaren, bei *Dasyurus viverrinus* und bei *Phascogale penicillata* an zwei Exemplaren. Bei keiner dieser Formen begegnete mir ein negativer Befund, wie dies der Fall war bei allen Exemplaren von *Didelphys* (*virginiana* und *Azarae*), von *Phalangista vulpina* (ein erwachsenes, mehrere Beutelföten) und *canina*, von *Petaurus*, von *Phascalomys*, von *Perameles* (*nasuta* und *Gunnyi*), von *Halmaturus Bennetti* (zwei Exemplare).

Der Zustand von *Dasyurus* entspricht so vollständig dem der placentalen Carnivoren, dass eine genauere Beschreibung kaum von Nöthen ist. Die einzige wichtige Besonderheit ist gegeben durch die gleichzeitige Existenz des Flexorenzwischenbündels und des *Tenuissimus*, von denen das erstere Gebilde letzteren genau überlagert. Beide verbinden sich an ihrer Insertion mit einander und schließen sich zugleich innig dem distalen Ende der Insertion des *Flexor cruris lateralis* an. Dieser bildet eine dreieckige, vom Tuber

ischii fächerförmig ausstrahlende Muskelplatte, welche in der Fascie des Unterschenkels, in der Kniegelenkscapsel und den distalen Partien der Fascia femoralis sich anheftet. Den Oberschenkel occupirt der Muskel bei den Beutelthieren in verschiedener Ausdehnung, am weitesten proximal ausgedehnt finde ich ihn bei *Halmaturus*. Eigentliche Knochen-Insertionen fehlen stets, doch finde ich z. B. bei *Dasyurus* verstärkte Sehnenzüge unterhalb des Knies. Der proximale Rand des Muskels stößt an den distalen des Gluteus an, der die proximale Hälfte des Femur an dessen Hinterfläche einnimmt. Der *Tenuissimus* kommt unter dem Gluteus zum Vorschein und lässt sich als muskulöses Band bis an die Caudalwirbelsäule heran verfolgen. Die äußere Erscheinung des platten Muskelstranges gleicht dem Carnivorenbefund, dessgleichen die Innervation. Der *Peronealast* erreicht den Muskel in dessem proximalen Drittel. Bei einem Thier von 20 cm Rumpflänge misst die Breite des Muskelbandes 3 mm, sich fast in der ganzen Länge gleich bleibend.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Phascogale penicillata*, doch ist der Muskel hier relativ stärker entwickelt. Die Breite des in ziemlich steiler Richtung distalwärts absteigenden Muskelbandes nimmt hier allmählich zu bis auf 4 mm, während die Rumpflänge des Thieres nur 14 cm aufweist. Das Flexorenzwischenbündel ist sehr zart und bildet eine nur lockere Schicht über der *Tenuissimus*-Insertion.

Bei *Phascogale* bietet unser Muskel einen Ausbildungsgrad dar, welcher den prägnantesten Fällen der Carnivoren und Nager wohl an die Seite gesetzt werden darf. Überblicken wir die Zustände der Beutelthiere, so kann es wohl nicht zweifelhaft sein, dass sich die Raubbeutler allein einen Muskel bewahrt haben, den alle anderen Beutelthiere, mit Ausnahme der den *Dasyuriden* nah verwandten Beuteltinnen, verloren haben, dass somit die *Marsupialier* stärkere Degenerationen in diesem Punkte zeigen, als es z. B. bei den Carnivoren unter den *Placentaliern* der Fall ist.

## 6. Prosimier.

Wir sind gewöhnt, neben den Beutelthieren den Halbaffen eine hervorragende Bedeutung für die Entscheidung phylogenetischer Fragen beizumessen. Dies ist auch gewiss bei einer Gruppe, die sich so manches Ursprüngliche bewahrt, vielfach voll berechtigt, aber nicht in allen Punkten. Für das *Bicepsproblem* haben die Halb-

affen keineswegs die Erwartungen erfüllt, mit welchen ich ihre Untersuchung begann. Die Durchmusterung eines ziemlich großen Materials führte durchweg zu Enttäuschungen und negativen Ergebnissen.

Bei keinem Prosimier habe ich bisher den *Tenuissimus* gefunden! Dies war das Resultat der Untersuchung folgender Formen: *Lemur catta* (mehrere Exemplare, darunter ein neugeborenes), *mongoz*, *macaco*, *varius*, *collaris*, *coronatus*; *Stenops tardigradus* und *gracilis* (beide in mehreren Exemplaren), *Chirogaleus coquerelli*, *Arctocebus calabarensis*, *Otolienus crassicaudatus*, *Microcebus murinus* und *myoxus*, *Tarsius spectrum*.

Eben so wie bei den Affen machte es mir lange Schwierigkeiten, mich zu der Ansicht zu bekennen, dass hier durchweg Reduktionszustände vorliegen, dass die ganze Einfachheit eine scheinbare sei. Ich kam auf die Vermuthung, es möchten Reste des *Tenuissimus* vorhanden sein und glaubte in den distalen Theilen des *Flexor cruris lateralis* solche erkennen zu sollen. Was das allgemeine Verhalten dieses Muskels anbetrifft, so haben die älteren Beschreibungen, wie die von MURIE und MIVART den Thatbestand richtig dargestellt, aber für unsere Fragen können diese rein descriptiven Schilderungen, die noch nichts von *Tenuissimus* ahnten, nicht weiter in Betracht kommen. Bei den Lemuriden besteht große Ähnlichkeit der Schenkelmuskulatur mit den niederen Affen, namentlich den Catarrhinen. Der fächerförmige *Flexor* geht vom *Tuber ischii* aus, und von diesem Punkte aus setzt sich in ihn hinein eine starke Sehne fort, von welcher die distalen Fasern größtentheils entspringen, um an der Fibularkante des Unterschenkels zu inseriren. So prägt sich eine distale Portion deutlicher aus und die Möglichkeit einer Vergleichung solchen Zustandes mit einem von dem Greifschwanzaffen schien gegeben. Dazu hätte freilich eine Übereinstimmung der Innervation gehört. Wohl begiebt sich ein *Peronealast* in die distalen Partien des *Flexor*, aber es ist ein Hautnerv, der auch bei vielen anderen Formen den Muskel durchsetzt, ohne nähere Beziehungen zu demselben. So konnte denn keine Vergleichung mit *Biceps*zuständen aufrecht erhalten werden. Stutzig machte mich dann wieder die Wahrnehmung, dass bei manchen Formen die am weitesten distal inserirenden Fasern des *Flexor cruris lateralis* weiter vorspringen, den Unterschenkel weiter nach vorn zu umgreifen — was ja bei Affen, Carnivoren, Nagern als charakteristisch für die *Tenuissimus*insertion erkannt war. Aber auch diese Ähnlichkeit erwies sich



als trügerisch. An dieser Stelle liegen Beziehungen zum Semitendinosus vor, wie wir sie bei den Marsupialiern gefunden haben. Offenbar kamen sie den Vorfahren der jetzigen Prosimier allgemein zu. Als Reste solchen Zustandes entdeckte ich das »Flexoren-zwischenbündel« in typischer Form bei einem ausgewachsenen großen Exemplar von *Lemur varius*, beim neugeborenen *Lemur catta* und bei *Chirogaleus*, hier kombinirt mit dem *Caudofemoralis*, so dass bei dieser Form der Semitendinosus sich den vollen Beuteltierzustand bewahrt hat, nur dass eben der *Tenuissimus* fehlt. Bei isolirter Betrachtung der Prosimier könnte ja vielleicht Jemand auf den — allerdings durch die Nervenverhältnisse unhaltbar werden — Gedanken kommen, das Bündelchen, welches vom Semitendinosus zur Stelle der *Tenuissimus*-insertion zieht, möchte am Ende ein Rest eben dieses Muskels sein, der seine Ursprungsstelle distal auf den Semitendinosus verlagert habe. Die Kenntniss des *Dasyurus*-zustandes, wo *Tenuissimus* und Flexorenzwischenbündel neben einander existiren, entzieht solchen Spekulationen jeden Boden und beweist, dass auch bei den Prosimiern die Spuren des alten Zusammenhanges der Beuger noch zu finden sind, dass aber der *Tenuissimus* wohl allgemein reducirt sein dürfte. Freilich möchte ich diesen Satz mit Vorsicht aussprechen und die Möglichkeit offen lassen, dass ein anderer Forscher glücklicher als ich, doch noch bei irgend einer aberranten Prosimierform den *Tenuissimus* auffinden könnte. *Chiromys* habe ich nicht untersucht, und es wäre ja nicht ausgeschlossen, dass diese alte Form sich den Muskel erhalten hat.

Unter den vorliegenden Umständen haben die Differenzirungen des *Flexor cruris lateralis* bei den Prosimiern für unseren Zweck nur wenig Interesse. Der Muskel bleibt meist auf die distalen Partien des Oberschenkels beschränkt, nur bei Lemuriden reicht er weiter proximal und überlagert die Glutealinsertion, die bei allen Halbaffen sich fast bis zum Knie erstreckt.

Mit der Verschmälerung der unteren Extremität wie bei *Stenops gracilis* wird der Muskel rückgebildet bis auf denjenigen Theil, der am proximalen Tibialtheile inserirt. Hier prägen sich denn auch stärkere sehnige Züge aus, welche gleichsam die Knocheninsertion am *Condylus tibiae lateralis* vorbereiten. Die sonderbarste Beschaffenheit zeigt der zu einem Strange umgeformte Muskel bei *Tarsius spectrum*. Der proximale Theil besteht nur noch aus der Sehne, die bei anderen tief im Muskelfleisch vorborgen ist, distal entsteht eine ziemlich schwach entwickelte muskulöse Insertionspartie.

---

Im Anhang hierzu will ich nur einige Bemerkungen über Gruppen beifügen, für welche ich vorläufig noch nicht genügend Material untersuchen konnte. Bei unseren Insectivoren habe ich bisher einen *Tenuissimus* nicht gefunden, aber für diese Nachforschungen dürften die selteneren ausländischen Formen wichtiger sein. PARSONS beschreibt von *Gymnura Rafflesii*, einer sehr generalisirten Form, ganz deutlich einen *Tenuissimus*, eine Angabe, die um so wichtiger ist, als gerade dieser englische Forscher mit der Begriffsbestimmung der betreffenden Muskeln sehr wohl vertraut ist.

Negative Resultate hatte ich bisher auch bei Hufthieren, aber es war nur eine geringe Zahl von Formen, die ich untersuchen konnte. Bei einem älteren Pferde-Embryo suchte ich vergebens nach unserem Muskel. Von mehreren Antilopen standen mir ältere Embryonen zur Verfügung, so von *Antilope cervicapra quadricornis*, *Tragelaphus scriptus*. Das Resultat war negativ, eben so bei solchen von Schwein und Schaf.

Wenn es auch gar nichts Auffälliges hat, dass diese Formen einen Muskel nicht mehr zeigen, den sogar die jetzt lebenden Prosimier verloren haben, so darf man doch die weitere Nachforschung auch hier nicht unterlassen.

Besonders wichtig aber wäre es, *Hyrax capensis* zu untersuchen, jene uralte Form, bei deren Stellung zur Wurzel des Hufthierstammes die Erhaltung ursprünglicher Charaktere wohl denkbar ist.

### III.

#### Ergebnisse und deren theoretische Verwerthung.

Versuchen wir nunmehr auf Grund des vorgebrachten That-sachenmaterials die Fragen zu beantworten, welche wir in der Einleitung aufgestellt haben, so haben wir in erster Linie die BOLK'sche Hypothese über die Herkunft des kurzen Bicepskopfes abzuweisen. Es kann kein Zeugnis dafür beigebracht werden, dass derselbe sich von der Peronealgruppe losgelöst und sich auf den Oberschenkel hinüber verlagert habe. Der Orangebefund, welcher zu solcher Meinung Anlass gab, ist kein primitiver und allgemeiner, sondern stellt eine sekundäre Komplikation dar, welche aus den topographischen Beziehungen des kurzen Kopfes zum Unterschenkel und dessen Fascien leicht verständlich ist.

Das Hauptergebnis unserer Untersuchung dürfte in der festen Begründung der Homologie des kurzen Kopfes und des Tenuissimus zu erblicken sein. Es wäre wünschenswerth eine gemeinsame Bezeichnung für die in ihrer äußeren Erscheinung so verschiedenartigen Gebilde zu besitzen. Ich schlage dafür vor: *Musculus gluteo-cruralis*, um auszudrücken die Beziehungen des Ursprungs und der Innervation zur Glutealgruppe und der Insertion zum Unterschenkel.

Ferner ist es die eigenthümliche Art der Verbreitung eines solchen dorsalen, vom Peroneus innervirten Gliedmaßenmuskels an der Außenseite des Oberschenkels bei den jetzt lebenden Placentaliern und Marsupialiern, welche uns zu der Beantwortung der Frage nach dem Wesen des *Gluteocruralis* drängt.

### Vorkommen des *Musc. gluteocruralis*.

| Als Tenuissimus von der Caudalwirbelsäule resp. Glutealfascie zum distalen Theil des Unterschenkels   | Als mächtigerer Muskel von dem Oberschenkel mit selbständiger Insertion am Unterschenkel  | Als kurzer Kopf des Biceps   |
|---|---|--|
| Die niederen amerikanischen Affen (Rollschwanzaffen und Hapaliden).<br>Alle Carnivoren.<br>Ein Theil der Nagethiere.<br><br>Ein Theil der Marsupialier.<br>Einige Edentaten.<br>Einige Insectivoren ( <i>Gymnura</i> ). | Einige Edentaten.<br>Der Orang.<br><br>Die Mehrzahl der amerikanischen Greifschwanzaffen. | Der Mensch.<br>Gibbon.<br><i>Mycetes seniculus</i> .<br><br>Schimpanse und Gorilla (mit Resten der selbständigen Unterschenkel-Insertion). |

Während derselbe bei einigen Gruppen völlig vermisst wurde, wie bei den Hufthieren, Prosimiern und den niederen Affen der alten Welt, trafen wir ihn in den verschiedenen Abtheilungen immer wieder an, in einer Art, welche uns zu der Annahme führt, dass das Fehlen des Muskels eine sekundäre Sache sein muss.

Damit aber ergibt sich die Konsequenz, in dem *Gluteocruralis* ein altes Rudiment zu erblicken, das bei einigen verloren ging, bei anderen Säugethieren sich erhielt. Bei den Formen mit Biceps

femoris sehen wir den Muskel in deutlicher Funktion, als der sogenannte kurze Kopf des Biceps. Bei anderen erscheint er als ein so zartes Muskelband, dass man von einer physiologischen Bedeutung nicht reden kann. Hierdurch wird jede andere Deutung des Gebildes, als die eines Rudimentes, unmöglich gemacht, denn wer wollte wagen zu behaupten, dass der *Tenuissimus* sich unabhängig in der gleichen Form bei ganz divergenten Säugethiergruppen herangebildet habe?

Aber auch für den kurzen Kopf darf man eine funktionelle Erklärung nicht versuchen. Als solcher kann das bisher räthselhafte Gebilde nicht entstanden sein, da er eben nicht eine einfache Abgliederung vom langen Kopfe darstellt, sondern völlig unabhängig vom *Flexor cruris lateralis* sich entwickelt haben muss. Abgesehen von der verschiedenen Innervation, die allein schon beweisend ist, sehen wir den kurzen Kopf bei manchen Formen getrennt vom langen Kopf und erkennen die allmählich sich vollziehende Verbindung beider differenten Theile. Der kurze Kopf muss also eine lange Vorgeschichte besessen haben, und es gilt zu versuchen, den gegebenen Thatsachen eine Antwort auf die Frage zu entlocken, welches denn wohl die ursprüngliche Beschaffenheit desselben und seine einstige Bedeutung gewesen sein mag.

Wir werden damit auf den gemeinsamen Urzustand unseres Muskels bei den Promammaliern geführt. Dieselben müssen den *Gluteocruralis* in einer Ausbildung besessen haben, von der aus die verschiedenen, jetzt noch bestehenden Zustände desselben verständlich sind. Wir können diese alte Beschaffenheit rekonstruiren, indem wir die differenten Befunde mit einander kombiniren. Für den kurzen Kopf haben wir hierbei natürlich von der Verbindung mit dem *Flexor cruris lateralis* völlig abzusehen. Dann gelangen wir zur Vorstellung einer Muskelplatte, welche sich von der Hinterfläche des Oberschenkels zur Fibularkante des Unterschenkels ausdehnt, wir können dabei an die Befunde von Orang, Ateles, Manis anknüpfen. Gehen wir andererseits vom *Tenuissimus* aus, so ist es wesentlich die zarte Beschaffenheit, welche wir als sekundär anzusehen haben, und die bessere Entwicklung des Gebildes, z. B. bei *Arctitis*, *Phascogale*, *Dasypus* erinnert uns, noch in der Andeutung wenigstens, an einen Grad der Ausbildung des *Gluteocruralis*, in welchem derselbe als mächtige Muskelplatte von der Caudalregion bis zu den distalen Partien des Unterschenkels sich erstreckte.



Wie verträgt sich aber diese Urform des Tenuissimus mit derjenigen des kurzen Kopfes? Die erstere bietet uns den in mancher Hinsicht primitiveren Zustand dar. Der Ursprung von der Caudalwirbelsäule war zuerst gegeben, von da aus hat sich der Gluteocruralis allmählich auf den Oberschenkel verschoben, indem die Glutealfascie als vermittelnde Zwischenstation diente. Woraus ergibt sich die Berechtigung dieses Schlusses? Aus der Verbreitung des typischen Tenuissimusursprunges in ganz divergenten Gruppen. Niemand wird aus der nahezu völligen Übereinstimmung dieses Verhaltens bei Cebus mit Carnivoren, Nagern, Beuteltieren auf eine nähere Verknüpfung der Rollschwanzaffen mit letzteren Formen als mit den Greifschwanzaffen schließen. Solche gemeinsamen Besitze können nur von der Urform aus erklärt werden, und es ist leicht verständlich, dass der caudal entspringende mächtige Gluteocruralis in seinen Reduktionszuständen immer wieder zum Tenuissimus wurde, aber es wäre nicht zu begreifen, dass ein vom Oberschenkel ausgehender kurzer Kopf sich mehrfach und in den einzelnen Fällen und Gruppen unabhängig von anderen unter den Gluteus hinaufgeschoben und zu dem Muskelbände umgestaltet habe, welches wir so weit verbreitet finden. Verschiedene Etappen des in distaler Richtung zurückgelegten Weges sehen wir bei den Rollschwanzaffen (Glutealfascie) bei Orang, Ateles u. A. (Glutealinsertion), bis schließlich der Oberschenkel selbst benutzt wird.

Prüfen wir die Insertion des Gluteocruralis, so werden wir die Anheftung des Tenuissimus an distalen Theilen des Unterschenkels nicht außer Acht lassen. Die ganz konstante Anordnung, das eigenthümliche Übergreifen der Muskelinsertion bis zur Vorderfläche des Unterschenkels sind Momente, die uns als Fingerzeige nicht gleichgültig sein können. Sie weisen darauf hin, dass gerade die distalen Partien des Unterschenkels für die ursprüngliche Insertion des Gluteocruralis von Bedeutung waren und dass die weiter proximal gelegene Anheftung zum Theil als eine sekundäre aufzufassen ist. Es handelt sich hierbei weniger um eine proximale Verschiebung der Muskelinsertion im Ganzen, als um eine Rückbildung der distalen und eine verstärkte Ausbildung der mehr proximal gelegenen Muskelpartien. Wir sehen diesen Vorgang in unmittelbarer Abhängigkeit von der funktionellen Vereinigung des kurzen Kopfes mit dem langen zum Biceps. Doch darin liegt eine sekundäre Entwicklungsrichtung ausgeprägt, die wir zunächst ausschalten wollen, da sie mit dem Urzustand nichts zu thun hat. Zunächst

interessirt uns mehr die Thatsache, dass auch in der Insertionsweise der *Tenuissimus* primitiver erscheint als der kurze *Bicepskopf*. Wir gelangen somit für die *Promammalier* zur Annahme eines von den Flexoren völlig unabhängigen *Gluteocruralis*, der von der Caudalwirbelsäule zur Gegend des Fußgelenkes zog. Schon EISLER weist darauf hin, dass die Überlagerung des kurzen Kopfes durch den langen auf einer lateralwärts gerichteten Verschiebung eines Theiles der ursprünglich einheitlichen Flexorenmasse beruht. Wir haben also das Recht anzunehmen, dass der primäre *Gluteocruralis* frei an der Oberfläche der Gliedmaße lag in derselben Weise, wie es bei Theilen der Glutealmuskulatur auch jetzt noch der Fall ist.

Es fragt sich nun, ob wir diesen hypothetischen *Caudofemoralis* phylogenetisch und funktionell verständlich machen können. Naturgemäß richtet sich hierbei der Blick auf die niederen Wirbelthiere, von welchen wir Aufschluss über die Heranbildung des Placentaltierzustandes zu erwarten pflegen — eine Erwartung, die freilich in mehr als einem Punkte der Organisation zu großen Enttäuschungen führt. Mehr und mehr erwächst aus diesen vergeblichen Versuchen, die Placentaltier und Marsupialier direkt an Formen wie die jetzt lebenden Monotremen anzuknüpfen, eine richtigere Beurtheilung von *Echidna* und *Ornithorhynchus*, als der letzten Reste einer großen Thierwelt, welche isolirt in die Gegenwart hineinragen und nur eine schwache Vorstellung geben von der gemeinsamen Wurzel der großen, jetzt getrennten Säugethiergruppen. Auch erkennt man immer deutlicher, dass der Abstand zwischen Placentaliern und Marsupialiern ein viel geringerer ist, als zwischen letzteren und den Monotremen. Hier besteht in vielen Punkten eine Kluft, die wir nicht zu überbrücken vermögen. Dies gilt auch für den uns hier speciell beschäftigenden Muskel. Die Beuteltiere haben den *Tenuissimus*, wir können mit Sicherheit schließen, dass ihre Urformen denselben *Gluteocruralis* besessen haben, wie z. B. die Carnivoren und die Primaten, aber es ist nicht möglich, die Marsupialier bezüglich der Schenkelmuskulatur näher an die Monotremen heranzurücken als irgend eine Gruppe der Placentaltier.

Die Verhältnisse bei Monotremen sind total abweichende. Da mir kein genügendes Material derselben zu Gebote stand, und da jedenfalls in nicht zu ferner Zeit die Untersuchung des SEMON'schen Materials unsere Lücken in der Monotremenmuskulatur ausfüllen wird, so liegt es nicht in meiner Absicht, hier eine Beschreibung der Muskeln zu geben, welche für unsere phylogenetischen Betracht-

tungen in Frage kämen. Dies möchte ich auch schon aus dem einfachen Grunde unterlassen, weil mir bisher eine Vermittelung zwischen den verschiedenen Befunden bei Monotremen und den eigentlichen Säugethieren keineswegs gelungen ist. Ich stehe darin vor einem Problem, dessen Lösung sich vorläufig nur auf hypothetischem Wege ahnen lässt.

Bekanntlich stellt der sogenannte »Gluteus« der Monotremen eine mächtige dreieckige Muskelmasse dar, welche mit breiter Basis von der Caudalregion entspringend, mit ihren konvergirenden Fasern in der Gegend des Fußgelenkes sich anheftet. Medial zeigt diese Muskelmasse Beziehungen zu den Flexoren, unter ihr liegt auf der lateralen, resp. dorsalen Seite ein dem Flexor cruris lateralis vergleichbares Gebilde. Die ganze Region ist komplicirt durch das Vorhandensein des Sporns und der Schenkeldrüse. Dass die Insertion des »Gluteus« mit dem Sporn in einer örtlichen und, wie ich glaube, auch funktionellen Beziehung steht, wird dem Untersucher eines männlichen Ornithorhynchus wohl nicht zweifelhaft sein.

Durch diese einfachen Thatsachen werden wir vor die Frage gestellt, in wie weit die Monotremenzustände als einseitige Entwicklungsbahnen aufzufassen sind und speciell für die Verknüpfung mit den Marsupialiern und Placentaliern bezüglich des Gluteocruralis kam ich auf die Idee, es möchten vielleicht die Monotremenbefunde ein wenig Licht werfen auf die dunkle Vorgeschichte dieses bisher völlig räthselhaften Muskels. Wenn ich auch keineswegs geneigt bin, eine direkte Beziehung auf die jetzigen Monotremenzustände anzunehmen, so erscheint es mir doch nicht undenkbar, dass man die Monotremen und die eigentlichen Säugethiere — wie bezüglich anderer Organsysteme, zum Theil der Mammarorgane, so auch mit Rücksicht auf die hinteren Gliedmaßen —, als getrennte Entwicklungsbahnen beurtheilt, die bei ganz alten Formen des frühen Mesozoicums oder gar des Paläozoicums ihre gemeinsame Wurzel finden. Wenden wir diese Betrachtungsweise auf die Stammesgeschichte der Schenkelmuskulatur an, so werden wir konsequenter Weise zu der Vermuthung geführt, der Gluteocruralis möchte an seiner Insertionsstelle mit irgend einem Organe in Beziehung gestanden haben, mit dessen Rückbildung auch sein eigenes Schicksal besiegelt war.

Was für ein Organ aber sollte dies gewesen sein? Ist es nicht naheliegend hierbei an die Anfänge des Sporn-Schenkeldrüsen-Apparates zu denken, den wir bei den jetzigen Monotremen so hoch

und einseitig entwickelt vor uns sehen? Dass diese ganze Einrichtung eine sexuell hochbedeutende ist, bedarf keines Beweises, dass sie nur allmählich und unter Betheiligung der benachbarten Organe sich herangebildet haben kann, ist selbstverständlich, dass sie endlich uralte sein muss und somit ihre Anfänge weit zurückreichen müssen in jene Zeit, da Saurier und Mammalier sich von gemeinsamer Wurzel trennten, dürfte keine unberechtigte Annahme sein.

Es ist gewiss kein Zufall, dass derartige Spornbildungen sich sowohl bei den Monotremen wie bei den Vögeln finden, auch wird ihr Vorhandensein für jene den Mammaliern ähnliche alte Sauriergruppe der Theromorphen vermuthet. Spielten aber derartige sexuelle Einrichtungen in der Geschichte der hinteren Gliedmaße der niedersten Landwirbelthiere eine Rolle, so dürfen wir auch nicht vor dem Schluss zurückschrecken, dass die Vorfahren der Marsupialier und Placentaler Ähnliches, wenn auch nur in Anfängen, besessen haben, und darauf gründe ich den Versuch, für die einmalige Bedeutung des *Gluteocruralis* eine Erklärung zu geben: Er stand mit dem Sporn in Beziehung, und vielleicht war gerade diese funktionelle Aufgabe der Grund seiner besonderen Ausprägung und Sonderung von der Glutealmuskulatur. Von solchem Zustande aus führt uns die eine Bahn zu den jetzigen Monotremen, wo das Homologon des *Tenuissimus* und kurzen *Bicepskopfes* in den distalen Theilen des sogenannten *Gluteus* zu suchen wäre. Der ursprüngliche Zustand wurde in der mächtigen Entfaltung und der oberflächlichen Lage der betreffenden Muskulatur fortgeführt, wobei eine völlige Vereinigung mit anderen Glutealmuskeltheilen eintrat.

Die andere Bahn zeigt uns den *Gluteocruralis* rudimentär, aber in seiner Selbständigkeit erhalten. Nun begreifen wir die Zähigkeit, mit welcher das einst bedeutungsvolle Gebilde sich bei den Marsupialiern und Placentaliern erhalten und den Schwund der Einrichtungen überdauert hat, mit denen es einst in Connex stand. Ob es jemals gelingen wird, deutliche direkte Anzeichen für das einstige Bestehen von Spornbildungen bei den Marsupialiern und Placentaliern zu finden, muss ja freilich sehr zweifelhaft sein, aber man sollte doch das Augenmerk darauf richten. Auffällig waren mir die mächtigen Kniekehldrüsenkörper bei manchen Nagern, natürlich aus lymphatischem Gewebe bestehend. Vielleicht gelingt es doch noch einmal, an der Stelle des Sporns irgend ein Anzeichen ehemaliger Zustände zu entdecken; — aber auch ein völlig negatives Resultat dürfte uns nicht verwundern. Haben wir doch alte Ein-



richtungen genug, die nur noch in der Besonderheit ihrer Nachbarschaft ihre Spuren hinterlassen haben, während sie selbst völlig ausgelöscht wurden.

Dass der Gluteocruralis sich nicht nur erhalten, sondern sogar eine Fortbildung erfahren konnte, lässt sich nur aus der Übernahme neuer Funktionen erklären, welche ihm aus der Vereinigung mit der ihn überlagernden Flexorenmuskulatur erwuchsen. Die Anfänge solcher neuen Beziehungen treffen wir an der Insertion des Tenuissimus in derartiger Verbreitung, dass wir darin geradezu eine Parallele, eine Art Vorspiel zu dem viel wichtigeren Vorgang haben, welcher den letzten Bestand des rudimentären Muskels zum kurzen Bicepskopfe umformte.

Welche neue Bedeutung war es aber, die dem schon dem Untergange verfallenen Organe die neue Existenz sicherte? Eine Komplikation in der Bewegungsweise der hinteren Gliedmaße dürfte wohl hierbei in Betracht kommen, und ein Überblick der mit Biceps femoris versehenen Formen führt zu der Vermuthung, dass eine Beziehung zur Ausbildung des aufrechten Ganges vorliegen könnte. Kommen doch hierfür in erster Linie die Anthropoiden in Betracht, mit denen die Greifschwanzaffen in der Bewegungsweise eine auffällige Ähnlichkeit darbieten. Führen wir uns die verschiedenen Stufen der Ausbildung des kurzen Kopfes und seiner Verschmelzung mit dem langen Kopfe vor Augen, wie sie uns Orang, Greifschwanzaffen, Schimpanse, Gorilla, Gibbon und Mensch zeigen, so werden wir zur Annahme eines nothwendigerweise gegebenen Entwicklungsganges geführt, welcher zur Reduktion der distal vom Capitulum fibulae gelegenen Muskeltheile und zur Ausbildung einer starken Anheftung an eben diesem Knochenpunkte führt. — Wie aber, so muss man fragen — kamen gerade diese Formen dazu, sich den Muskel zu erhalten? Sind sie nicht aus kletternden Wesen hervorgegangen, deren viele wie die Prosimier den alten Besitz gänzlich einbüßten?

Es ist in der That sehr merkwürdig, dass es gerade eine Anzahl von Primaten ist, welche uns das alte Gebilde in neuer Prägung so trefflich erhalten zeigen, und dass sie darin mit so niederen Formen, wie manche Edentaten, zusammengestellt werden müssen.

Der Schlüssel für die Lösung dieses Räthsels ist, wie ich glaube, nur zu gewinnen durch eine Änderung der bisher allgemein üblichen Beurtheilung der Primaten, als der letzten und höchsten Blüthe des

Stammbaumes der Säugethiere. Wenn sie diese Rangstufe auch bezüglich des Gehirns und der entsprechenden Umgestaltung ihres Kopfskelettes beanspruchen können, so darf man doch diese Betrachtungsweise nicht unbedingt auf alle Theile des Körpers ausdehnen. Was nun gerade die Gliedmaßen anbetrifft, so neige ich der Annahme zu, dass manche der »höheren« Säugethiere sich in vielen Punkten primitivere Charaktere bewahrt haben, als die große Mehrzahl der niederen Formen.

Es würde mich zu weit führen, wenn ich meine Ansichten über dieses Kapitel, die ich zum Theil schon anderweitig geäußert habe, ausführlich darlegen wollte, aber ich möchte hier nur darauf hinweisen, dass viele der Einrichtungen, welche für die Primatenextremität charakteristisch sind, sich weit eher durch die Erhaltung primitiver Merkmale, als durch sekundäre Umwandlung erklären lassen, welche letztere für die Gliedmaßen der Mehrzahl niederer Säugethiere hingegen eine große Rolle spielt.

Dass der Vollbesitz von fünf Endgliedern an Hand und Fuß den primitiveren Zustand darstellt gegenüber dem Vorhandensein einer geringeren Anzahl von Strahlen, ist allgemein acceptirt, aber ich neige neuerdings der Ansicht zu, dass man noch einen Schritt weiter gehen muss. Die fünfgliedrige Extremität war ursprünglich bei den Vorfahren der Placentaler und Marsupialer mit einem opponirbaren ersten Gliede versehen; mit anderen Worten, ich erblicke in dem Daumen und der Großzehe keine jüngeren Erwerbungen, ich kann Hand und Greiffuß nicht als Endprodukte einer langen Entwicklungsreihe ansehen, deren Stufenleiter uns durch die niederen Säugethiere hindurchführen würde, sondern ich halte die »Vierhändigkeit« der Primaten für einen uralten Zustand, welcher einst auch den Vorfahren der Carnivoren, Beutler, Hufthiere etc. allgemein zukam.

Es soll die Aufgabe späterer Arbeiten sein, meine diesbezüglichen Beobachtungen und Reflexionen ausführlich mitzutheilen. Ich hoffe durch dieselben zu zeigen, dass der gleichartige Befund von fünf Fingern resp. Zehen, wie ihn manche Säugethiere zeigen, kein ursprünglicher ist, sondern auf Reduktion der Besonderheiten des ersten Gliedes beruhen, ja ich möchte noch weiter gehen und auch für die Sauropsiden und Amphibien einen ursprünglich complicirteren Zustand der Gliedmaße postuliren.

Auf dem Wege der vergleichenden Anatomie, Embryologie und Paläontologie glaube ich über die Vorgeschichte der Landgliedmaße

neues Licht verbreiten zu können, indem ich die recenten Befunde verknüpfe mit jenen bekannten, angeblich von Stegocephalen herrührenden Fährten des »Cheirotherium«, welche uns aus Carbon bis in die Triaszeit erhalten sind und uns Zeugnis ablegen von weit verbreiteten uralten Formen, die in Hand und Fuß bereits die Primatencharaktere an sich trugen.

Für unser specielles Thema verwerthe ich diese meine neuen Anschauungen in dem Sinne, dass ich die Persistenz des Gluteocruralis gerade bei Primaten für leicht erklärlich halte. Da dieselben keinen seitlichen Endzweig am Säugethierstamm darstellen, da sie direkt an die Wurzel des großen Baumes anknüpfen, dessen Zweige durch die anderen Placentalier und die Marsupialier gegeben sind, so entspricht die Fortführung eines solchen alten Charakters durchaus der centralen Stellung der »höchsten« Säugethiere.

Dass die funktionellen Erwägungen allein das Fortbestehen des Gluteocruralis nicht erklären können, sehen wir aus seinem Schwinden bei vielen kletternden Formen. Entsprechend meinen vorhin geäußerten Anschauungen kann ich das »Klettern« der Säugethiere nicht für eine jüngere sekundär ausgebildete Lokomotionsweise betrachten, sondern leite umgekehrt die »vierfüßige« Bewegungsart der meisten Säugethiere von einem kletternden, halb aufrechten Gange ab. Schon im Cheirotheriumstadium war dies ausgeprägt. Wenn man bei dem Problem der »Menschwerdung« so viel Wesens macht von der Erlernung des aufrechten Ganges, so liegt darin meines Erachtens eine falsche Voraussetzung, eine unrichtige Fragestellung vor. Der Mensch und seine Vorfahren waren niemals Quadrupeden etwa in dem Sinne, wie Hund oder Elefant oder Pferd. Die Vorstellung eines mühsamen Anhebens der vorderen Gliedmaße, wobei schließlich die Hand »erworben« wurde, ist physiologisch ein Unding und phylogenetisch falsch. Der halb aufrechte Gang ist eine uralte Sache und konnte bei den Primaten leicht zum ganz aufrechten führen, wie dies ja in der Thierreihe sich mehrfach wiederholt hat. Denken wir doch nur an die Dinosaurier und Vögel. Die Veränderungen der hinteren Gliedmaße sind bei der letzten endgültigen Ausbildung des aufrechten Ganges nicht so gewaltige gewesen, wie man vielfach annimmt, indem man die Anthropoidenzustände zur Vergleichung heranzieht. Die größere Länge der Hinterextremitäten ist der primitivere Zustand, so dass lediglich die Umbildung des Greiffußes in einen Stützfuß übrig bleibt als letzter Schritt auf dem Wege zur Menschwerdung. Immer mehr bricht sich eine bessere

Beurtheilung der Anthropoiden Bahn, namentlich seit SELENKA's trefflichen Untersuchungen. Das Gemisch primitiver und sekundärer Eigenschaften offenbart sich bei ihnen auch bezüglich des Gluteocruralis. Den Orangbefund halte ich für einen der relativ primitivsten, der uns erhalten ist, aber zugleich namentlich in Fällen, wie der von BOLK beobachtete, zeigt sich die sekundäre Umwandlung.

Die Anthropoiden stehen bezüglich des Biceps dem Menschen nicht näher als die amerikanischen Greifschwanzaffen, wird doch selbst der Gibbon durch Mycetes in der Ausbildung des kurzen Kopfes erreicht. Immerhin bestätigen meine Beobachtungen die anderweitig schon so vielfach geäußerte Annahme einer näheren Beziehung des Menschen zu Hylobates als zu den anderen Anthropoiden, die mehr und mehr den Ruhm einbüßen, uns ein Abbild unserer Vorfahren geben zu können.

Für besonders wichtig halte ich die völlige Reduktion des Gluteocruralis bei den Catarrhinen. Dadurch wird ein neuer Beitrag zur Beurtheilung dieser Affen gegeben als Formen, die keine größere Verwandtschaft zum Menschen, als zu irgend einer anderen Säugethiergruppe besitzen. Das beliebte Schema einer Catarrhinenstufe der Entwicklung zum Menschen muss gründlich beseitigt werden. Die recenten Thieraffen erscheinen als Wesen, die von der primitiven Beschaffenheit aus sich in noch viel höherem Maße sekundär und einseitig umbildeten, als es bei den Anthropoiden der Fall ist. Je weniger ein Affe vom Ursprünglichen verloren hat, um so menschenähnlicher erscheint er. Darin sind die amerikanischen Formen zum Theil denen der alten Welt überlegen. Die Catarrhinen gehören offenbar unter einander nahe zusammen, wie ja auch die jetzigen Gruppen durch miocäne Formen mit einander verbunden werden, aber ihre Bahn führt abseits von der des Menschen, und Rückbildungen wie Umbildungen aller Art lassen diese Formen mehr und mehr ins Thierische absinken. Ich erinnere an die Reduktion des Daumens, die immer wieder in den verschiedenen Abtheilungen zum Sinken von früher höherer Stufe führt. Die Parallele zu Ateles liefern die Stummelaffen der alten Welt. Andererseits führt die mächtige Ausbildung der Eckzähne beim Pavian (eben so wie es bei Gorilla und Orang nach SELENKA's Untersuchungen der Fall ist) zur sekundären Ausbildung der thierischen Merkmale am Schädel.

Man ersieht hieraus, welche beträchtliche Umwandlung meine Anschauungen von der sogenannten »Menschenähnlichkeit« erfahren



haben, und ich bin durch paläontologische Studien zu der Überzeugung gebracht worden, dass man die Stellung der jetzt lebenden Säugethiere zum Menschen zum großen Theile noch ganz unrichtig beurtheilt.

In dem streng wissenschaftlichen Sinne sollte man aufhören von einer »Affenabstammung« des Menschen zu reden. Der Mensch ist eine eigenartige Primatenform, die innerhalb der recenten Primaten eine centrale Stellung einnimmt. Er hat manche Merkmale der Urform, von welcher die Affen sich entwickelt haben, viel treuer sich bewahrt als diese. Viele der scheinbaren Ähnlichkeiten mit Affen sind Konvergenzerscheinungen. Die Reduktion der Caudalwirbelsäule dürfte beim Menschen völlig unabhängig von derjenigen bei Anthropoiden erfolgt sein; später und unvollkommener eingetreten, lässt sie den Menschen einem Orang oder Chimpanse gegenüber als die »niedere« Form erscheinen.

Die weitere Verfolgung dieser interessanten Fragen würde mich allzu weit über unser specielles Thema hinausführen. Für dieses selbst erscheint mir aber der Gedanke wichtig, dass die letzte endgültige Umformung des Gluteocruralis in den kurzen Kopf beim Menschen unabhängig von den Anthropoiden erfolgt sein kann. Zeigt sich doch, dass mehrfach dieser Vorgang eingetreten ist, wie Mycetes und Gibbon lehren, die mehr darin mit einander übereinstimmen, als etwa Mycetes mit Ateles, Gibbon mit Orang. Daher halte ich es auch für bedeutungsvoll, dass ich für den Menschen den früheren Besitz eines relativ viel mächtigeren kurzen Kopfes aus den Thatsachen der vergleichenden Rassenkunde, Prähistorie und Embryologie wahrscheinlich machen konnte, als der »normale« erwachsene Europäer ihn im Allgemeinen besitzt.

Was ich über die Affen gesagt habe, lässt sich zum großen Theile anwenden auch auf die Halbaffen. Das völlige Fehlen des rudimentären Muskels gerade bei diesen Formen hat mich am meisten in Erstaunen gesetzt. Zeigen uns doch Paläontologie und vergleichende Anatomie die Beziehungen von Prosimiern ähnlichen Formen zu zahlreichen anderen Säugethiergruppen, wie Carnivoren, Nagern, Insectivoren, Hufthieren, Beutelhieren.

Um so lehrreicher sind die Zeugnisse einseitiger Ausbildung und Reduktion bei den recenten Vertretern einer zweifellos uralten und centralen Säugethiergruppe. Das verbindende Moment zwischen Halbaffen und Mensch wird dadurch zurückdatirt in weit entlegene

Erdperioden, und die Stammform der Prosimier muss zum Theil »höhere« »anthropoide« Merkmale besessen haben.

Wir lernen aus diesen Dingen viel für morphologische Arbeiten überhaupt. Wir werden zur Vorsicht gemahnt bezüglich der »Einfachheit« der Formen. Selbst Gruppen wie die Insectivoren erscheinen uns im Lichte starker Reduktionen und Umbildungen. Die Nager und Beutelthiere zeigen uns, wie wichtig es ist, möglichst viele Vertreter verschiedener Familien zu untersuchen, um ein Urtheil über den eigentlichen Typus zu erhalten, der bei einigen Formen sich noch erhalten kann.

Die Annäherung der Marsupialier an die Placentalier ist neuerdings auch auf embryologischem Wege erwiesen worden<sup>1</sup>; wir finden sie bezüglich des Tenuissimus ausgeprägt. Namentlich sind es die Dasyuriden, welche den Vorfahren der jetzigen Carnivoren, den Creodonten, recht nahe gestanden haben dürften.

Die Carnivoren haben überhaupt so manches Alte sich bewahrt und damit harmonirt die Beobachtung, dass sie, wie es scheint, ausnahmslos den Tenuissimus besitzen, zum Theil in beträchtlicher Stärke.

Mit diesen Betrachtungen, an welche ich bei späteren Extremitätenstudien anzuknüpfen gedenke, beschließe ich die vorliegende Arbeit: ich hoffe, dass dieselbe etwas Anregung geben möge zur speciellen Erforschung der Eigenthümlichkeiten einzelner Säugethiergruppen. Möge sie als ein kleiner Beitrag zu der Erkenntnis dienen, dass gerade solche scheinbar untergeordneten, funktionell unwesentlichen Gebilde, wie der Tenuissimus, uns Einblicke in die Stammesgeschichte gewähren können, und dass jeglicher Aufschluss, der darin gewonnen wird, nicht ohne Wirkung bleibt für die Beurtheilung der Stellung des Menschen in der Säugethierreihe. Wir stehen erst am Anfang der Lösung des großen Problems der Abstammung des Menschen, und das Beschreiten dieses Weges bis zum fernen Ziel bedeutet eine beständige wissenschaftliche Neubelebung der menschlichen Anatomie.

<sup>1</sup> J. P. HILL, Proceed. Linn. Soc. of New South Wales. 1895.

## Litteraturverzeichnis.

- BISCHOFF, Beiträge zur Anatomie des Gorilla. Abhandlungen der k. bayerischen Akademie der Wissenschaften. II. Klasse. Bd. XIII. 1879.
- BOLK, L., Über eine Variation des kurzen Kopfes des Biceps femoris beim Orang. Ein Beitrag zur Morphologie dieses Muskels. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXVI. 1898.
- CHAMPNEYS, F., On the muscles and nerves of a Chimpanzee (*Troglodytes niger*) and a *Cynocephalus Anubis*. *Journal of Anatomy and Physiology*. Vol. VI. 1872.
- COUES, E., On the osteology and myology of *Didelphys virginiana*. *Memoirs of the Boston soc. of Nat. Hist.* Vol. II. Part I. 1872.
- On the myology of the *Ornithorhynchus*. *Proceed. Essex Inst.* Bd. VI. 1871.
- CUNNINGHAM, D. J., Report on some points in the anatomy of the Thylacine (*Thylacinus cynocephalus*) *Cuscus* (*Phalangista maculata*) and *Phascogale* (*Phascogale calura*). *The Voyage of H. M. S. Challenger Zoology*. Part XVI. 1881.
- DORIS, Notes on the myology of *Viverra civetta*. *Journal of Anatomy and Physiology*. Vol. II. 1868.
- EISLER, P., Die Homologie der Extremitäten. *Morphologische Studien*. Abhandlungen der naturforsch. Gesellschaft zu Halle. Bd. XIX. 1895.
- Das Gefäß- und periphere Nervensystem des Gorilla. Halle 1890.
- Der Plexus lumbosacralis des Menschen. *Abhandlungen der naturforsch. Gesellschaft zu Halle*. Bd. XVII. 1892.
- FRAIPONT, J., et LOHEST, M., La race humaine de Néanderthal ou de Canstadt en Belgique. *Archives de Biologie*. VII. 1887.
- GEGENBAUR, C., Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Bd. I. 1898.
- *Lehrbuch der Anatomie des Menschen*.
- GRATIOLET et ALIX, Recherches sur le *Troglodytes Aubryi*. *Nouvelles Arch. du Muséum d'histoire naturelle de Paris*. II. 1866.
- GRUBER, W., Seltene Beobachtungen aus dem Gebiete der menschlichen Anatomie. *MÜLLER's Archiv*. 1848.
- Beobachtungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie. II. Heft. Berlin 1879.
- HALLIBURTON, Remarkable Abnormality of the *Musculus Biceps flexor cruris*. *Journal of Anatomy and Physiology*. Vol. XV. 1881.
- HECK, L., Säugethiere. in: *Hauschatz des Wissens*. Abth. IV. Neudamm 1897.
- HENLE, *Lehrbuch der Anatomie des Menschen*.
- HEPBURN, D., Complete separation of two heads of the *biceps flexor cruris* muscle. *Journal of Anatomy and Physiology*. Vol. XXVII. 1893.
- The comparative anatomy of the muscles and nerves of the superior and inferior extremities of the anthropoid apes. *Journal of Anatomy and Physiology*. Vol. XXVI.

- HINTERSTOISSER, H., Über einige seltene Muskelvarietäten. Medic. Jahrbücher. Neue Folge. Wien 1887.
- HYADES et DENIKER, Mission scientifique du Cap Horn 1882—83. Tome VII. Anthropologie, Ethnographie. Paris 1891. pag. 86 und pag. 103.
- KELCH, Beiträge zur pathologischen Anatomie. Art. XXXV. pag. 41. Berlin 1813.
- KLAATSCH, H., Der gegenwärtige Stand der Pithecanthropus-Frage. Zoolog. Centralblatt. VI. 1899.
- Die Stellung des Menschen in der Reihe der Säugethiere, speciell der Primaten, und der Modus seiner Heranbildung aus einer niederen Form. Nach einem auf dem Anthropologenkongress in Lindau am 7. September 1899 gehaltenen Vortrage. Globus. Bd. LXXVI. Nr. 21. 1899.
- KOHLBRÜGGE, J. H. T., Versuch einer Anatomie des Genus Hylobates. I. Theil. Zoologische Ergebnisse einer Reise in Niederländisch-Ostindien. Herausgegeben von MAX WEBER. Bd. I. 1890—1891.
- LANGER, C., Die Muskulatur der Extremitäten des Orang. Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften Wien. Bd. LXXIX. 1879.
- MACALISTER, Muscular anomalies and their bearing on homotypical myology. Proceed. Roy. Irish Acad. 1867.
- Additional observations on muscular anomalies in human Anatomy (III ser.) with a catalogue of the principal muscular variations hitherto published. Transact. of the Roy. Irish Academy. Vol. XXV. Dublin 1875.
- MACCORMICK, H., The myology of the limbs of Dasyurus viverrinus. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. XXI.
- MURIE, J., On the anatomy of Lemuroidea. Proceed. Zool. Soc. Vol. VIII. 1865.
- On the Malayan Tapir. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. VI. 1872. pag. 130—169.
- PARSONS, F. G., The limb myology of Gymnura Rafflesii. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. XXXII. 1898. pag. 312—324.
- The muscles of mammals with special relation to human myology. Journ. of Anatomy and Physiology. Vol. XXXII. 1898. I. Theil pag. 428—450. II. Theil pag. 721—752.
- PATERSON, The origin and distribution of the nerves of the lower limb. Journ. of Anatomy and Physiology. Vol. XXVIII. 1894.
- RANKE, K., Muskel- und Nervenvariationen der dorsalen Elemente des Plexus ischiadicus der Primaten. Archiv für Anthropologie. XXIV. 1897.
- STRAUSS-DÜRCHEIM, Anatomie descriptive et comparée du chat. Paris 1846. Mit Atlas.
- TESTUT, L., Les anomalies musculaires chez l'homme expliquées par l'anatomie comparée, leur importance en anthropologie. Paris 1884.
- VROLIK, Recherches d'Anatomie comparée sur le Chimpanse. Amsterdam 1841.
- WELCKER, Beiträge zur Myologie. Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. I. 1876.
- WINDLE, B. C. A., and PARSONS, F. G., On the Anatomy of Macropus rufus. Journal of Anatomy and Physiology. Vol. XXXII. 1898.



## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XIII—XIV.

Sämmtliche Figuren stellen die Schenkelmuskulatur der rechten Extremität (nur Fig. 9 links) von der lateralen Seite gesehen dar.

#### Mehrfach gebrauchte Bezeichnungen.

|   |   |
|---|---|
| <i>Fl</i> Flexor cruris lateralis (langer Kopf des Biceps femoris), | <i>f</i> Capitulum fibulae,                             |
| <i>K.K</i> kurzer Kopf des Biceps femoris,                          | <i>cl</i> Condylus lateralis tibiae,                    |
| <i>T</i> Tenuissimus,   | <i>p</i> Peronealast zum kurzen Kopf resp. Tenuissimus, |
| <i>Gl</i> Glutealmuskulatur,  | <i>s.tr</i> Trigonum subtendinosum.                     |
| <i>St</i> Semitendinosus,   |   |

### Tafel XIII.

- Fig. 1. Orang. 45 cm lang. 1:2/3. Die zur Knieregion und Unterschenkel gehende Portion des Flexor cruris lateralis ist durchschnitten und zum Theil entfernt, um den darunter liegenden »kurzen Kopf« zu zeigen, der, fast gänzlich unabhängig vom »langen« Kopf, in der Unterschenkelfascie inserirt.
- Fig. 2. Gorilla. Etwas verkleinert. Der Ursprung des kurzen Kopfes wird theilweise von der Glutealinsertion verdeckt. Ansatz desselben theils gemeinsam mit der Sehne des langen Kopfes am Condylus lateralis tibiae, theils vermittels des muskulösen Trigonum subtendinosum (über diese Beziehung siehe Text) in der Gegend des Capitulum fibulae.
- Fig. 3. Schimpanse. 1:2/3. Kurzer Kopf ziemlich selbständig, mit seinen oberflächlichen Fasern der Sehne des langen verbunden. Trigonum subtendinosum muskulös und gut entwickelt.
- Fig. 4. Gibbon (*Hylobates variegatus*). Etwas verkleinert. Der kurze Kopf ist vollständig mit dem langen vereinigt. Das Trigonum bindegewebig.
- Fig. 5. Menschlicher Embryo von 8 cm Länge. 3:1. Der kurze Kopf ist ziemlich mächtig entwickelt. Das Trigonum subtendinosum in bindegewebiger Ausbildung deutlich.
- Fig. 6. Mensch, neugeboren. Natürl. Größe. Starke Ausbildung des kurzen Kopfes, dessen Ursprung proximal bis zum Gluteus reicht. Sonderung des Muskels in proximal oberflächliche und distal tiefe Portion.

### Tafel XIV.

- Fig. 7. *Ateles paniscus*. 1:2/3. Der kurze Kopf entspringt weit proximal und ist zum Theil mit der Sehne des Flexor longus verbunden. Darunter die dreieckige Muskelplatte am Unterschenkel, welche bei anderen Formen reducirt, als bindegewebiges Trigonum subtendinosum wiederkehrt.

Fig. 8. *Ateles* sp.? Etwas verkleinert. Über die zweifelhafte Zugehörigkeit dieses Exemplars zu *Ateles* siehe Text. Die Abbildung wurde gewählt, weil hier die muskulöse Unterschenkelportion eine Ausdehnung erreicht, wie sie bei keinem anderen Thier bisher beobachtet wurde. Der kurze Kopf ist ziemlich selbständig und zeigt Sonderung in Portionen.

Fig. 9 und 10. *Mycetes seniculus*, neugeboren. Natürl. Größe. Höchst merkwürdiger Befund, der die größte Annäherung an den Zustand beim Gibbon und Menschen zeigt. Die Vereinigung der Köpfe des Biceps ist nahezu vollendet, und der unter der Insertionsschne gelegene Theil ist in einer auf beiden Seiten verschieden stark ausgeprägten Reduktion begriffen.

Fig. 11. *Cebus capucinus*. Natürl. Größe. Zeigt den Typus der niederen amerikanischen Affen, welche keinen Biceps femoris besitzen. Als Homologon des kurzen Kopfes besteht hier der *Tenuissimus* als ein zartes Muskelband, das aus dem Peronealtheil des noch einheitlichen Ischiadicus entstammt. Um diese Theile sichtbar zu machen, ist der Flexor cruris lateralis, welcher dem langen Bicepskopfe homolog ist, durchschnitten und theilweise entfernt worden. Seine Ursprungspartie ist nach links abwärts, seine Insertionspartie nach rechts aufwärts umgeschlagen worden.

Fig. 12. *Arctitis hinturong*. 1:2/3. Wurde gewählt als Prototyp einer Form mit sehr gut ausgebildetem *Tenuissimus*, zeigt zugleich die Anordnung der betreffenden Muskulatur, wie sie mit großer Konstanz bei allen Carnivoren, einigen Nage- und Beutelhieren wiederkehrt.

Der Flexor cruris lateralis ist durchschnitten und zum größten Theile entfernt. Rechts sieht man den umgeschlagenen Insertionstheil, welcher in der Unterschenkelfascie befestigt ist, bis abwärts zum Ansatz des *Tenuissimus*, dessen völlige Selbständigkeit deutlich hervortritt. Vom Ursprungstheil des Flexor cruris lateralis ist nur ein kleines Stück erhalten. Es findet sich am Tuber ischii zusammen mit dem Semitendinosus, zu dem sich ein starkes caudofemorales Bündel (*C.f*) biegt.

Die Glutealinsertion ist gespalten und die Theilhälften sind theils nach links, theils nach oben umgeschlagen, um den proximalen Verlauf des *Tenuissimus* bis zu seiner caudalen Ursprungsschne verfolgen zu können. Der Peronealast des Nerven ist relativ ziemlich stark.









Fig. 2



Fig. 9



Fig. 3.



Fig 2



Fig 4.



Fig. 7.



Fig 5.

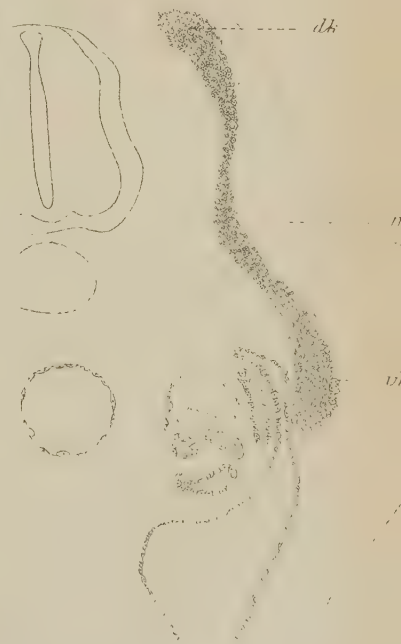








Fig. 13.



Fig 12

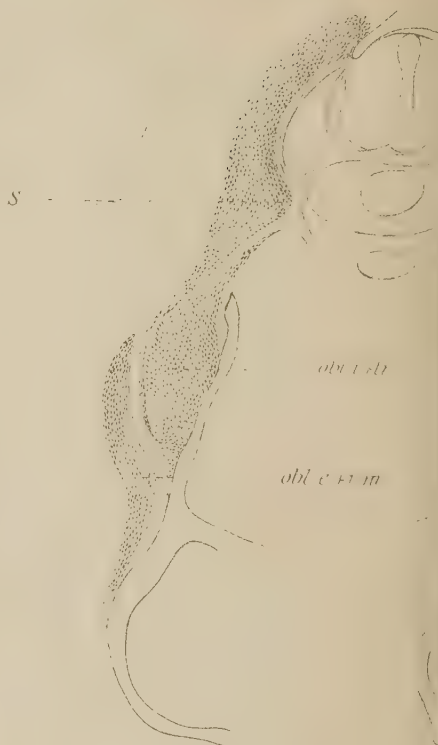


Fig. 10



Fig 11

Fig. 14.



Fig. 15

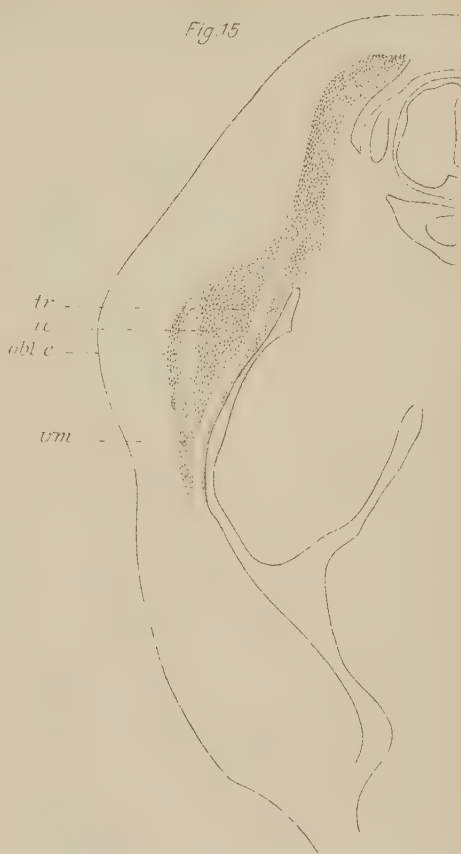


Fig. 16

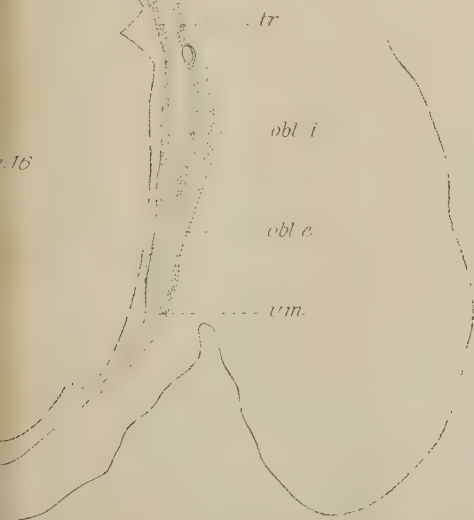








Fig. 18.

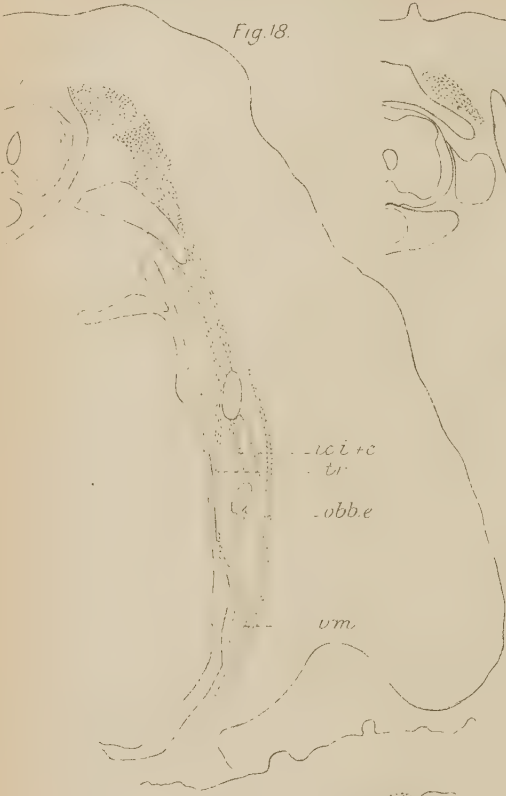


Fig. 21.

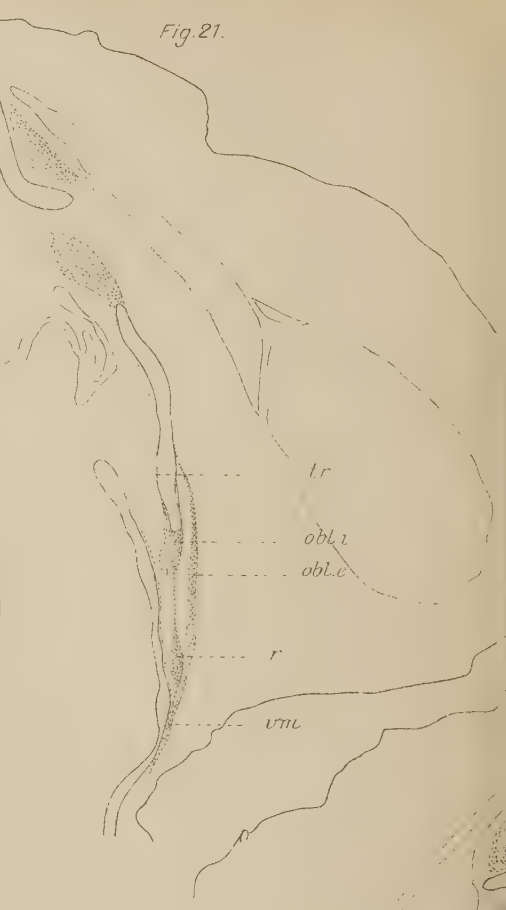


Fig. 23

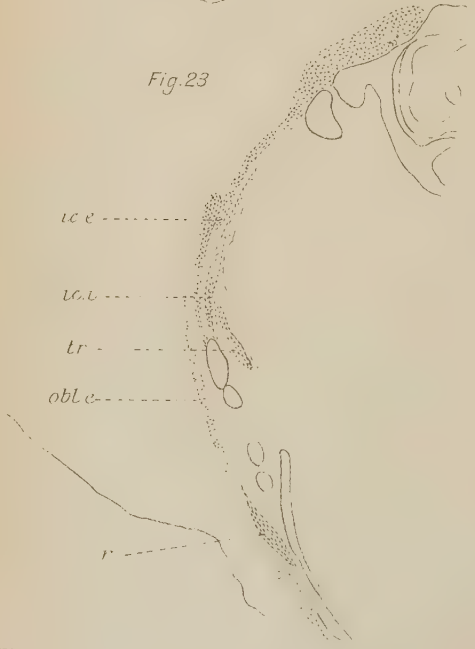


Fig. 20.

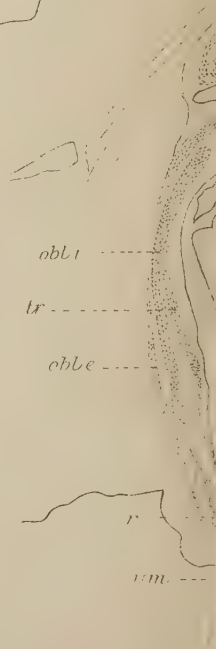


Fig. 22.

Fig. 19.

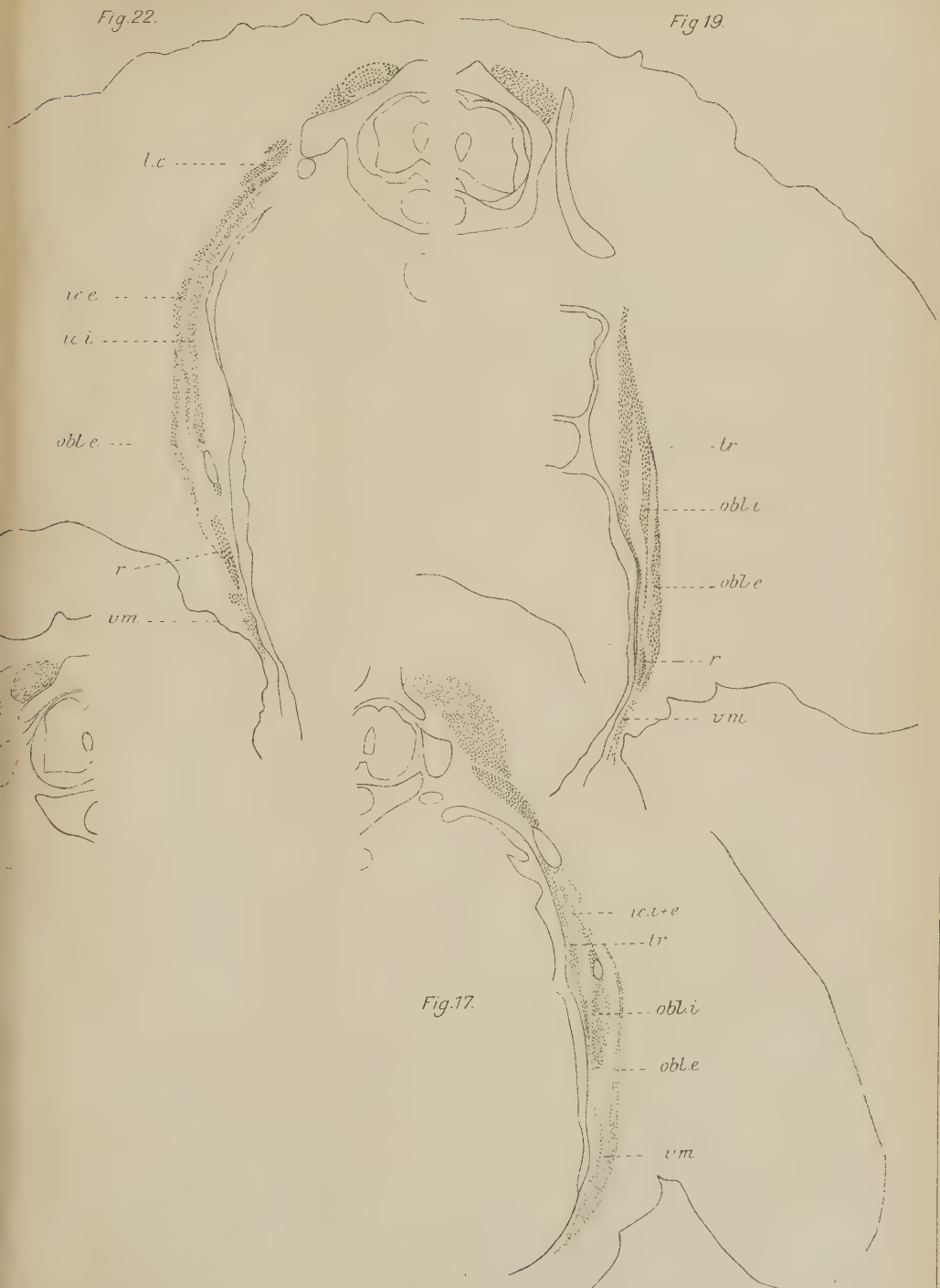








Fig 1.

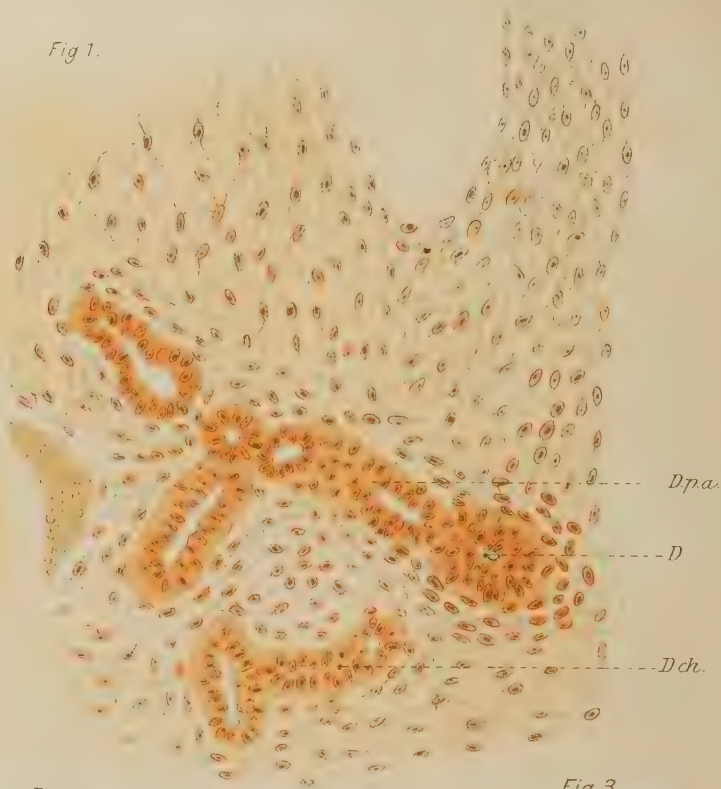


Fig.2.



Fig.3.

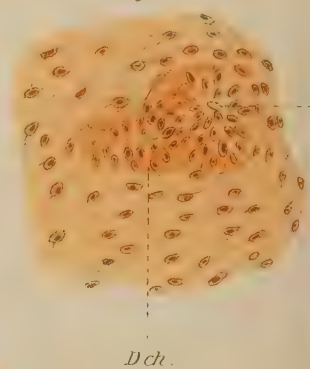


Fig 5.

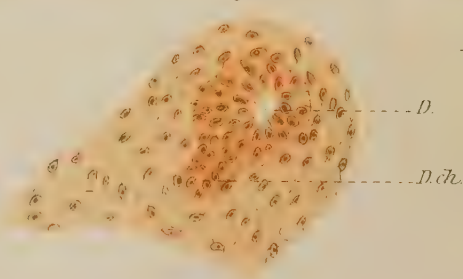


Fig. 6

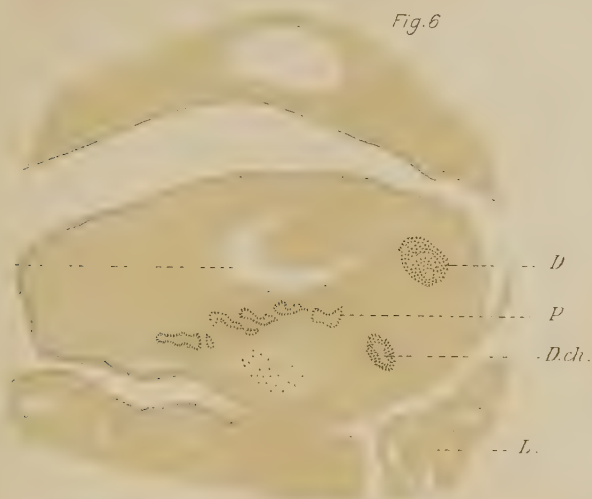


Fig. 11

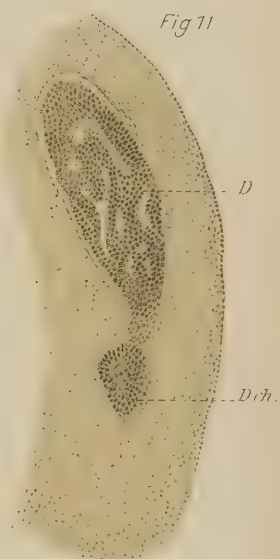


Fig. 7

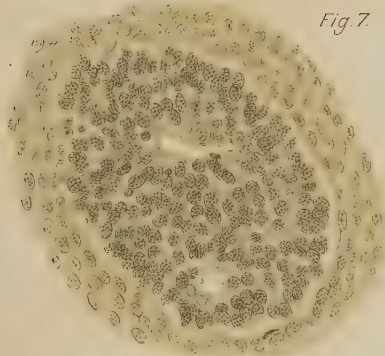


Fig. 14

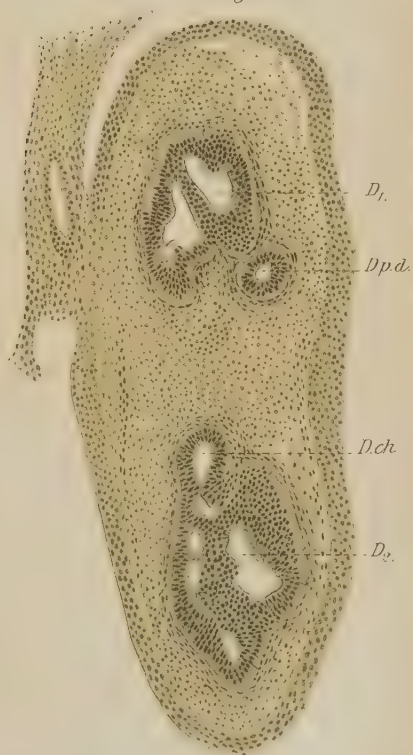
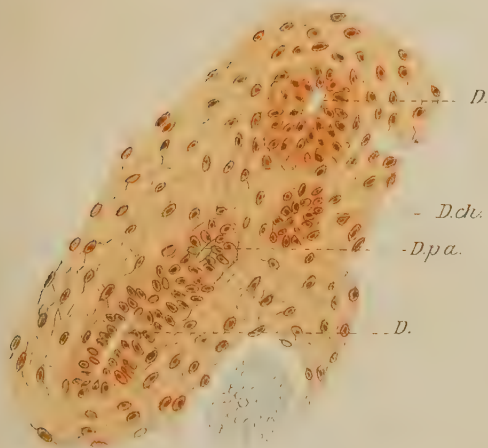


Fig. 4



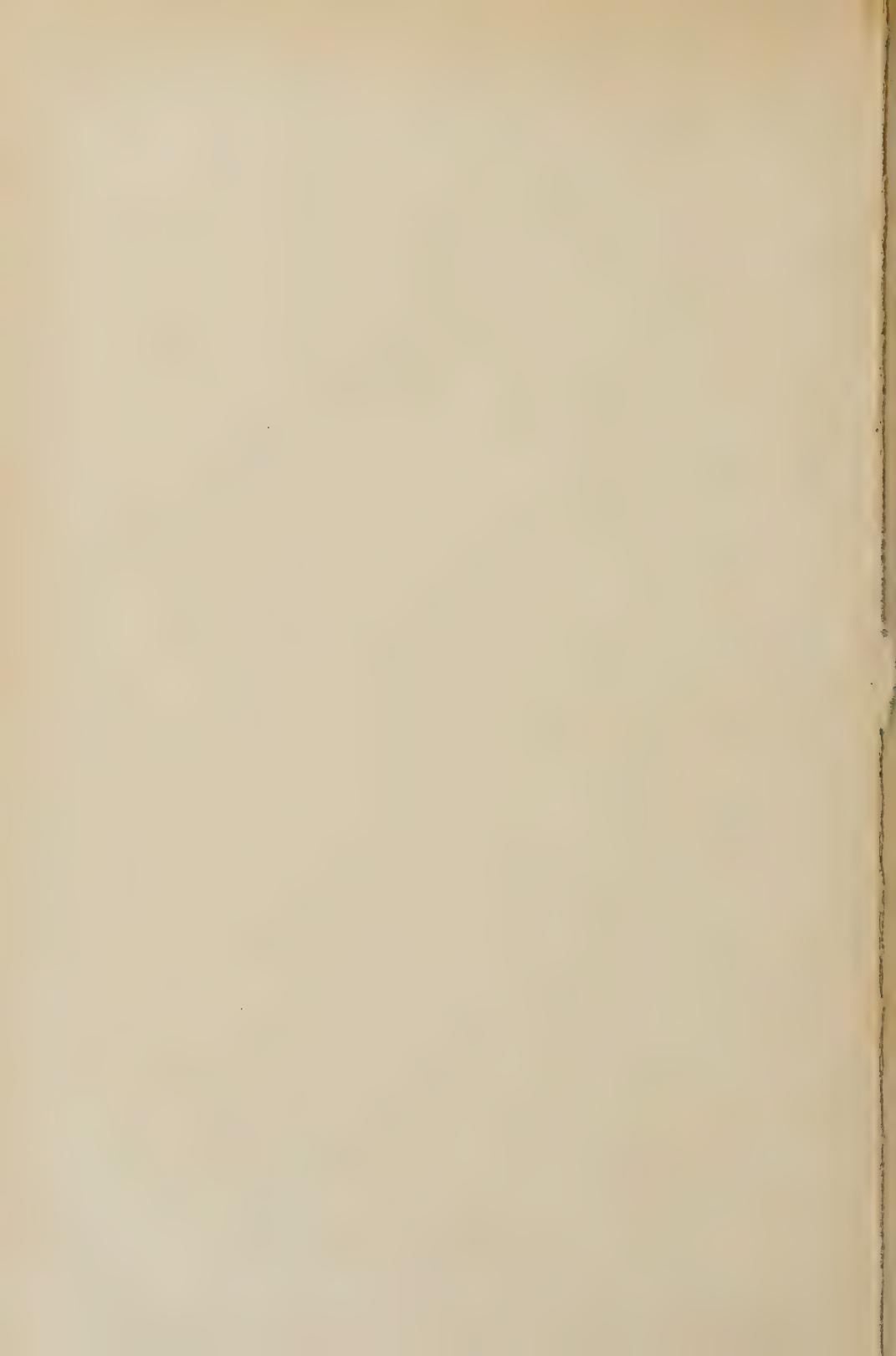


Fig. 9.

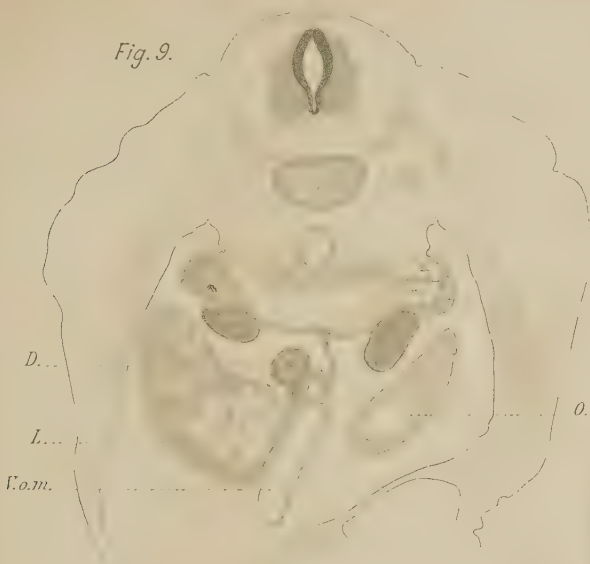


Fig. 13.



Fig. 15.



Fig. 10.

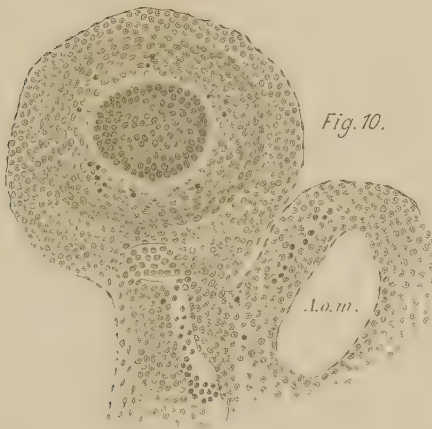


Fig. 8.



Fig. 12.









Fig 1.

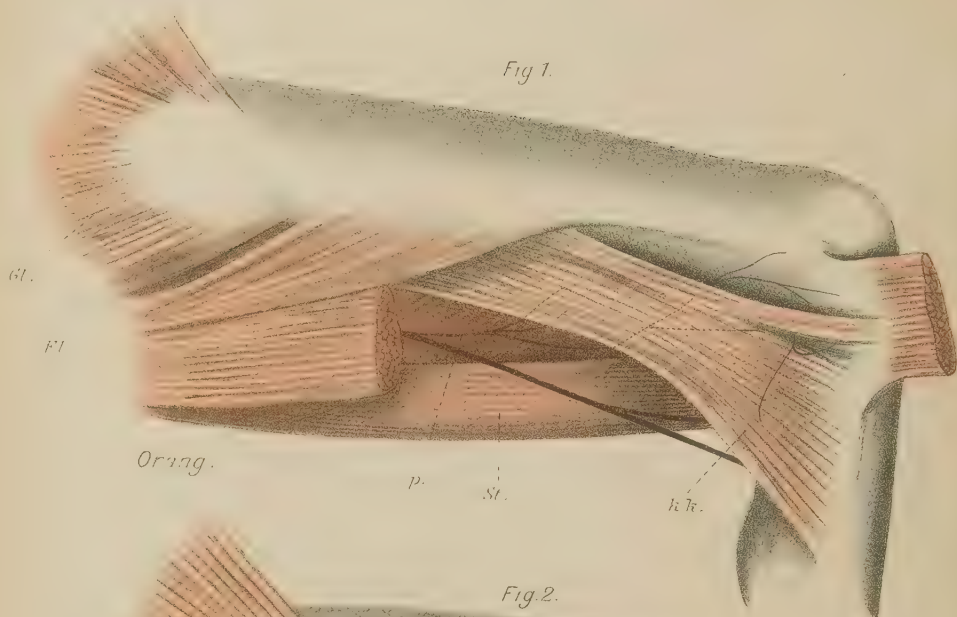


Fig 2.

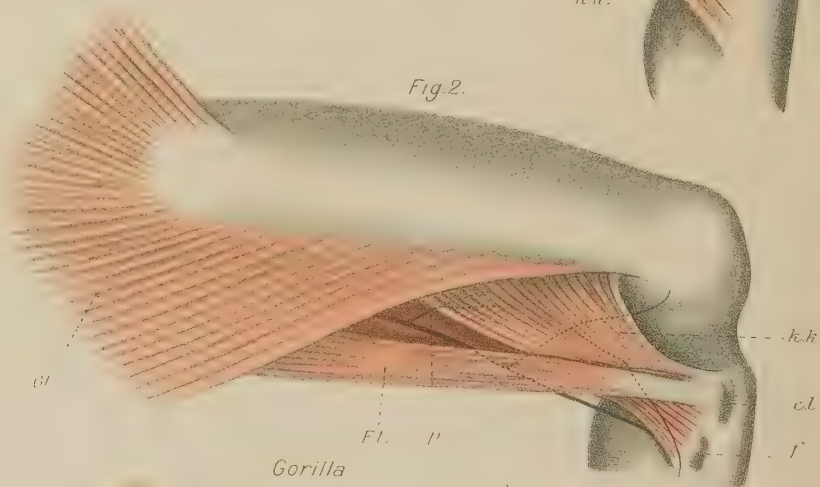


Fig 5.

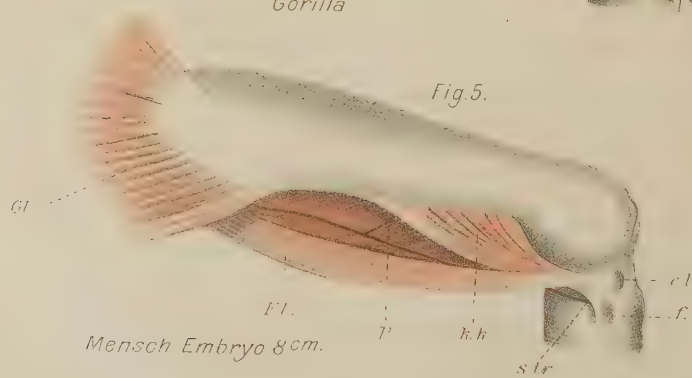


Fig. 4.

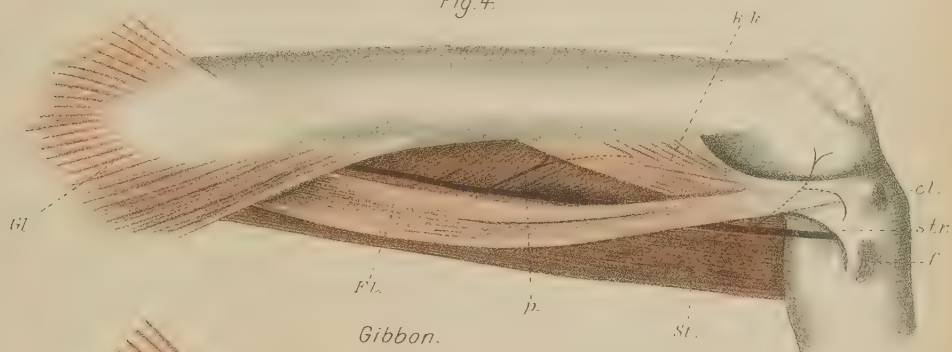


Fig. 3.



Fig. 6.

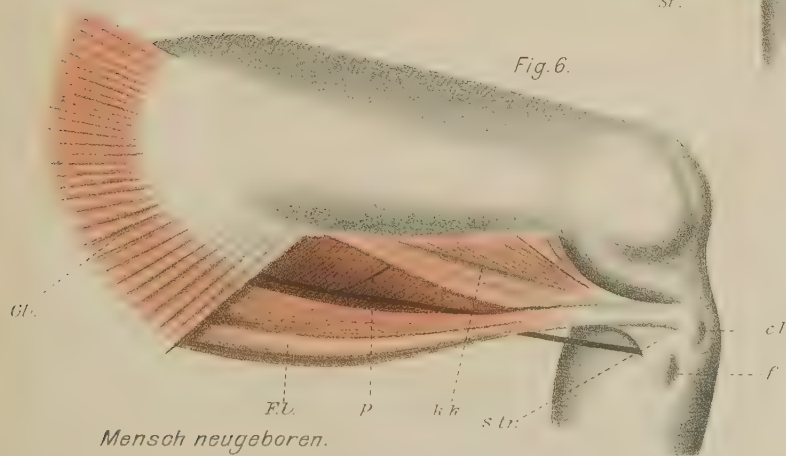








Fig. 11

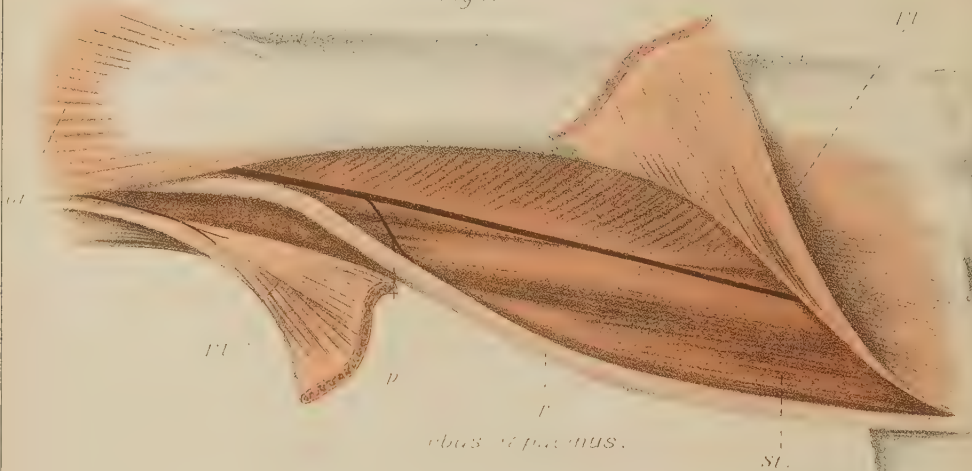
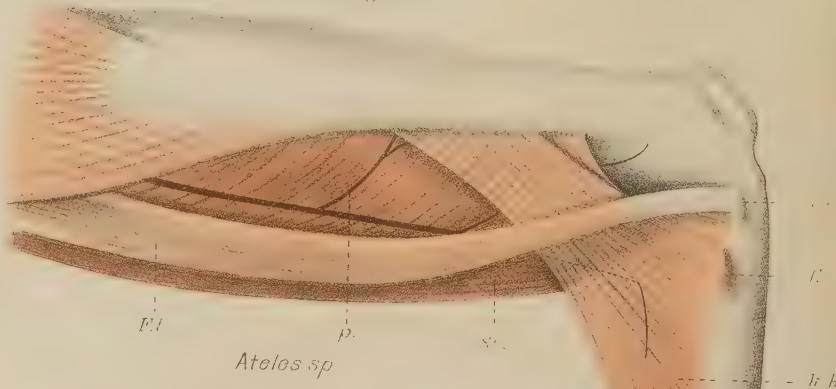
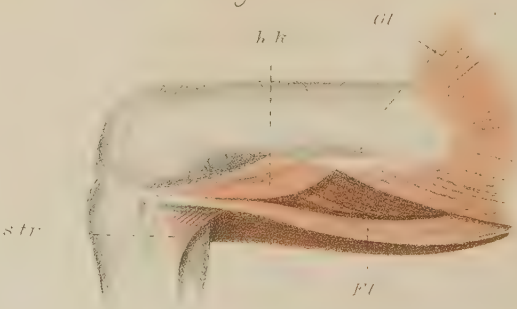


Fig. 10



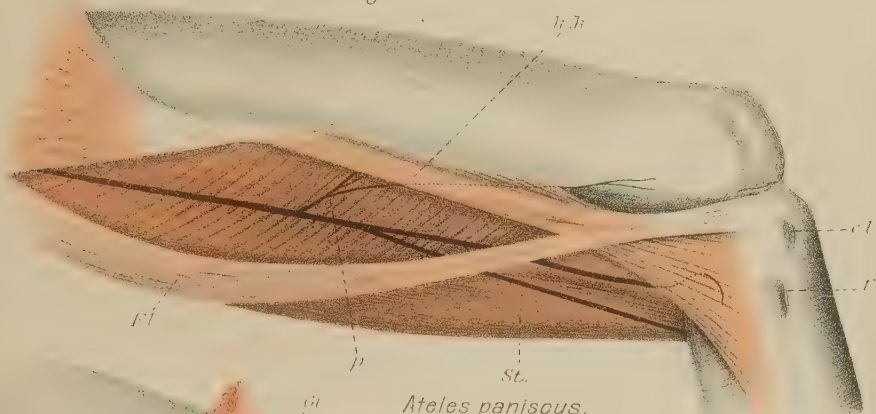
Atelos sp

Fig. 9.



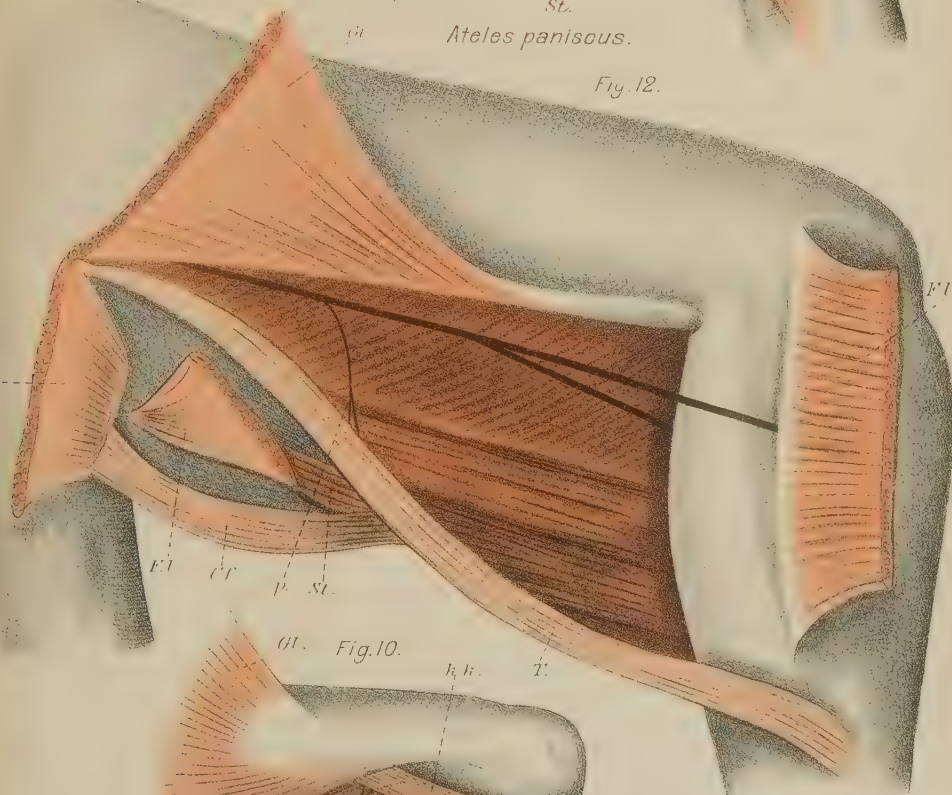
Mycetes seniculus.

Fig. 7.



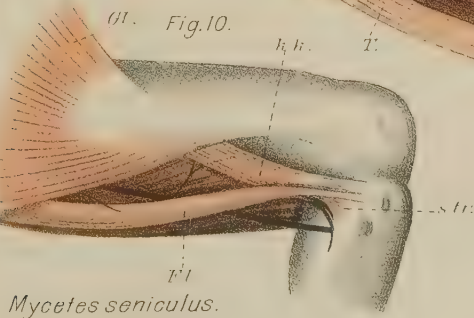
*Ateles paniscus.*

Fig. 12.



*Arctitis binturong.*

Fig. 10.



*Mycetes seniculus.*





# Über die Urniere von *Acanthias vulgaris*, ein Beitrag zur Kenntnis sekundärer Metamerie.

Von

**B. Haller,**

a. o. Professor für Zoologie an der Universität Heidelberg.

---

Mit Tafel XV, XVI und 5 Figuren im Text.

Die primäre Metamerie der Urniere tritt selbst bei den Selachiern nur ontogenetisch auf und verstreicht später. Ursegmente, bestehend aus einem Trichter, Trichtergang, Glomerulus und Segmentalschlauch kommen einzeln nicht mehr vor. Auch bei Amphibien, speciell den Cöcilien, konnte SPENGLER (15) und SEMON (13) nur bei jugendlichen Individuen primäre Segmente beobachten. Bei den Cyclostomen, in deren beiden Abtheilungen die Urniere eben so wie die Vorniere sehr verschiedene Wege einschlägt, haben sich primäre Verhältnisse im obigen Sinne ebenfalls nicht mehr erhalten, denn obgleich die ihrer Trichter verlustigten Urnierensegmente der Myxinoiden segmental angeordnet sind, hat sich nach PRICE (10) eine distale Zahl derselben rückgebildet. Letztere Erscheinung tritt nach WHEELER (17) auch bei Petromyzon auf, und ich kann es nach eigener Erfahrung behaupten, dass diese rückgebildeten distalen Urnierensegmente noch gar keinen Glomerulus besessen haben. Die übrige Urniere der Petromyzonten ist aber bereits ein höchst concentrirtes Organ.

Bei den entwickelten Selachiern stellt sich, je nach dem phyletischen Alter der Form, ein sehr verschiedener Zustand der Urniere ein, der sein äußerstes Extrem bei den Rajiden erreicht. In erster Linie erfolgt eine Rückbildung der Segmentaltrichter. Während nach SEMPER (15) bei einem männlichen *Acanthias* 27 offene Trichter, bei einem Weibchen dagegen 25 vorhanden waren, fehlen solche bei *Mustelus* vollständig. Noch größer ist die Zahl offener Trichter nach

demselben Autor bei *Centrophorus* (28), die geringste bei *Hexanchus* und *Pristiurus*. Den echten Rajiden fehlen die Trichter vollständig.

In zweiter Instanz kommt die mehr oder weniger große Concentrirung, noch mehr aber die Rückbildung des proximalen Urnierenendes in Betracht. Dies wird unter Anderem bedingt bei dem männlichen Thier durch das In-Verbindung-Treten jenes Abschnittes mit der Keimdrüse und die dem entsprechende Vererbung auf das Weibchen. Auch hier giebt es verschiedengradige Zustände, und abermals sind es die Rajiden, die einen großen Theil ihres proximalen Urnierenabschnittes eingebüßt haben und dadurch *Acanthias* als dem einen Extrem entgegengestellt sind. Unter den Haien sind *Scyllium* und *Seymnus* diejenigen, bei denen ein ansehnlicher Abschnitt des proximalen Urnierenendes der Rückbildung anheimfiel, während merkwürdigerweise bei dem trichterlosen *Mustelus* die Rückbildung keine so hochgradige ist.

Diese proximalwärtige Rückbildung tritt nach C. RABL (11) bei *Pristiurus* zu einer Zeit der Ontogenese auf, wann die Segmentalorgane, zwar schon verbunden mit dem Urnierengang, doch noch segmentweise je zu eins angeordnet sind. Es berichtet RABL aber auch über die Rückbildung von zwei bis vier distalster Segmentalorgane, wobei die drei letzten nicht nur ihren Trichter einbüßen wie das erste Paar, sondern selbst außer Zusammenhang mit dem Urnierengang gerathen. Der distalste Abschnitt der Urniere erfährt bei den adulten Thieren dann eine Konzentration, was sich auch durch das Verhalten des Ausführungsganges, der eine gewisse Emancipation vom Urnierengange erfährt, ausprägt. Schon BALFOUR (2, 3) hatte diesen Abschnitt der Selachierurniere dem Metanephros gleichgestellt.

Die Urniere mancher entwickelter Haie gliedert sich in metamere, äußerlich schon als solche erkennbare Abschnitte, ähnlich wie dies ja auch nach SPENGLER bei den Coccilien unter den Amphibien auftritt. So berichtet dies SEMPER von *Scyllium*, *Mustelus* und *Spinax*, doch kommt es auch bei der jugendlichen *Squatina* vor. Diese Gliederung ist wohl zu trennen von der Lappenbildung der Urniere, wie dies u. A. *Seymnus* und *Torpedo* aufweisen, denn die Abschnitte sind im ersten Falle einander gleich groß und das Ganze macht darum durchaus den Eindruck des Segmentalen, während im letzteren Falle es sich um ungleich große Lappenbildungen handelt.

Da nun bei *Acanthias*, einem zweifellos alten pentanchen Haie, diesen segmental angeordneten Urnierenabschnitten auch je ein

Segmentaltrichter entspricht, so regte dies in mir den Gedanken an, über *Acanthias* diesbezügliche Untersuchungen anzustellen, und so entstand vorliegender Beitrag.

Es gilt ja allerdings als abgemacht, dass die Segmentalorgane der Selachierurniere bei dem erwachsenen Thiere nicht auf ihrer ursprünglichen Anordnung verharren, und dass die Glomeruli — wie SEMPER angiebt — durch Knospung aus den primären Glomerulis<sup>1</sup> sich vermehren, doch liegt über diesen ganzen Vorgang bei Selachiern eigentlich in der Litteratur nichts vor. Dafür erfahren wir von SEMON, dass die primären Segmentalorgane als Kanal, Außentrichter und MALPIGHI'scher Körper (Glomerulus, Cölomkapsel und Innentrichter der Urniere) sich zwar aus jenen der Vorniere abspalten, die sekundären jedoch aus dem primären Urnierengange — wie ja der distale Theil des Vornierenganges nach völliger Ausbildung der primären Segmentalorgane der Urniere heißt — durch Knospung entstehen. Wohl ein recht verschiedenes Verhalten, das vermuthen lässt, dass hier irgend ein Beobachtungsfehler mitspricht. So wie die Verhältnisse im Metanephros von *Acanthias* vorliegen, denke ich, dass es sich wohl immer um eine Abspaltung handeln wird, und dass dieser primäre Vorgang sich sekundär anders gestaltete.

Meine Untersuchung beschränkt sich aus dem oben angegebenen Grunde auf *Acanthias* und nebenbei auf älteste *Mustelus*-Embryonen. Vom Dornhaie standen mir alte Embryonen von 8—9 cm Länge (ein Männchen und zwei Weibchen) und von beiden Geschlechtern je ein junges, 18 cm langes Thier zur Verfügung, die sämmtlich in MÜLLER'scher Flüssigkeit oder Chromsäure gehärtet waren.

Zuvörderst untersuchte ich die Urnieren in situ und nachher, vorsichtig mit der Unterlage ausgehoben, in aufgehelltem Zustande unter der Lupe. Diese Präparate wurden dann in Quer-, Sagittal- und Horizontalschnitte zerlegt und mit Alaunkarmin oder Hämatoxylin gefärbt. Bis auf einen Embryo war Alles gut gehärtet.

Die beiden langen und schmalen, überall gleich breiten Urnieren von *Acanthias* erstrecken sich von dem proximalen Ende des Hodens oder entsprechender Höhe bei dem Weibchen bis zu dem hintersten

---

<sup>1</sup> SEMPER hat aber über diese Vermehrung der Glomeruli nur nach aufgehellten Totalpräparaten berichtet, und auch RABL berührt diese Frage nur flüchtig. Auch SPENGEL vermochte, wohl wegen Mangel an geeignetem Material, bei den Amphibien über die Vermehrung der Trichter und MALPIGHI'scher Körperchen nichts Bestimmtes festzustellen. Die einzigen einigermaßen verlässlichen Angaben hierüber sind somit jene SEMON's.



Ende der Leibeshöhle hin, und somit überragen sie caudalwärts zu die Afteröffnung um etwas. Sowohl bei den großen Embryonen als auch bei den jungen Thieren gliedert sich jede Urniere in deutliche, bis auf die vier letzten und zwei ersten durchaus gleich große, seitlich schön abgerundete Segmente (Fig. 1, 2 n), die aber sonst mit einander ohne weitere Unterbrechung zusammenhängen. Diese Segmente, die ich als sekundäre Urnierensegmente im Gegensatz zu den primären, ontogenetischen nennen möchte, entsprechen bezüglich ihrer Länge der Breite eines Myomers, doch fallen sie trotzdem nicht zusammen mit je einem solchen, sondern ein Myomer fasst lateralwärts das letzte Viertel oder Drittel eines vorübergehenden und die drei ersten Viertel oder zwei ersten Drittel eines darauffolgenden sekundären Urnierensegmentes ein. Dies vergegenwärtigen die beiden Abbildungen, wovon die eine ein Stück der Urniere von einem Embryo (Fig. 1) und die andere (Fig. 2) das vordere Urnierenende eines jungen Haies darstellt.

Das erste sekundäre Urnierensegment (Fig. 2 x) ist sowohl bei dem männlichen als auch bei dem weiblichen Thiere kleiner als die übrigen, es entspricht dem zweiten Muskelsegment hinter dem Schultergürtel und ist, wie ich jetzt schon angeben möchte, rudimentär, denn bei dem männlichen Thiere besitzt es keinen Glomerulus, bloß ein Rudiment davon, und bei einem weiblichen Embryo war zwar ein Glomerulus vorhanden, doch fehlte dessen Zusammenhang mit dem sekundären Urnierengange<sup>1</sup>. Wir haben es somit in dem ersten sekundären Urnierensegment des Acanthias mit einem rudimentär werdenden Urnierenabschnitt zu thun. Das zweite sekundäre Urnierensegment, welches dem dritten Muskelsegment entsprechen würde, hat zwar auch nur einen Glomerulus (doch kommt manchmal auch ein zweites vor, was ich jedoch mit Bestimmtheit nur für das Weibchen anzugeben vermag), es steht dieses aber im Zusammenhang mit dem sekundären Urnierengange, wie auch bei dem männlichen Thiere mit der Vasa efferentia. Das dritte sekundäre Urnierensegment scheint auch nur vier Glomeruli zu besitzen, ist aber sonst den übrigen sekundären Segmenten an Größe gleich.

Die zehn ersten Urnierensegmente (Fig. 2 10) entbehren beim

<sup>1</sup> Bezüglich der Nomenklatur gebrauche ich die Bezeichnung primärer Urnierengang für den noch ungetheilten embryonalen Gang. Dieser zerfällt später in den MÜLLER'schen Gang und den sekundären Urnierengang. Somit wäre die Bezeichnung sekundärer Urnierengang synonym mit WOLFF'schem Gange.

Weibchen des Segmentaltrichters, doch besitzen sie, mit Ausnahme des ersten, einen kurzen, durchaus rudimentären Segmentalgang. Bei dem männlichen Thiere stehen die Segmente 2 bis 10 mit dem Hoden durch die Vv. efferentia in Verbindung und bilden somit jenen Abschnitt der Urniere, welcher von SEMPER als LEYDIG'sche Drüse bezeichnet wurde, doch liegt bei *Acanthias* durchaus kein Grund für die Verwendung dieser Bezeichnung vor, denn es hängt dieser proximale Theil der Urniere mit der übrigen Urniere kontinuierlich zusammen.

Alle übrigen sekundären Urnierensegmente, mit Ausnahme der vier distalsten, besitzen je einen gut ausgebildeten Segmentaltrichter (Figg. 1, 2 *tr*), der in bekannter Weise sich lateral von der Genitalfalte in das Cölom öffnet.

Sowohl bei den großen Embryonen als auch bei den jungen Thieren zählte ich 37 Muskelsegmente vom Schultergürtel an bis zum Ende des Cöloms. Dem ersten Muskelsegment entspricht kein sekundäres Urnierensegment, und auf die Muskelsegmente 30—37 entfallen die vier großen distalen Urnierensegmente, die jedoch aus Verschmelzung je zweier sekundärer Segmente entstanden sind. Somit giebt es auch 29 sekundäre Urnierensegmente. So viele zählte ich denn auch immer.

Was nun die verschiedenen Gänge der Urniere betrifft, so zieht der MÜLLER'sche Gang beim weiblichen Thiere sowohl als auch bei den großen Embryonen als sehr weiter, mit einem hohen flimmernnden Cyliinderepithel umgrenzter Gang (Figg. 5, 6 *mg*), dem wieder eine aus spindelförmigen Zellen gebildete Ringschicht anliegt, von der Genitalöffnung an, wo er recht weit ist (Fig. 11 *mg*), entlang des ganzen Organs, medianwärts gelegen (Fig. 1 *mg*), nach proximalwärts. Ohne irgendwo eine andere Struktur oder größere Lichtung aufzuweisen, erreicht er das obere Leberende und biegt, zwischen diesem und dem Ösophagus gelegen, medianwärts, um, in bekannter Weise den Gang der anderen Seite berührend, zu enden. Bei dem jungen von mir untersuchten Weibchen waren die beiden Tuben mit einander noch nicht verwachsen und es gab somit zwei getrennte Öffnungen. Beim jungen Männchen reichte das rudimentäre (kompakte) distale Ende des MÜLLER'schen Ganges (Fig. 2 *mg*), lateralwärts einer Peritonealfalte neben dem Aufhängebande des Hodens anliegend, bis hinunter zum zweiten sekundären Urnierensegment, und endigte erst hier. Ein anderes Mal war er etwas kürzer. Die Berührung der beiderseitigen proximalen Enden findet in der bekannten Weise dort statt, wo die Tuben bei dem Weibchen liegen.

Der sekundäre Urnierengang ist an seiner Mündung zwar etwas weiter (Fig. 11 *sug*), doch im Allgemeinen ziemlich gleich weit (Figg. 5, 6 *sug*) und um Vieles enger wie der MÜLLER'sche Gang. Von diesem liegt er lateralwärts (Fig. 1 *sug*) und erhält aus jedem der sekundären Urnierensegmente, vom zweiten bis zum viertletzten, je einen Segmentalgang, der in nach distalwärts gerichtetem spitzen Winkel in den sekundären Urnierengang mündet (Figg. 1, 2, 16). Es reicht somit dieser Gang, ohne bis zu seinem proximalen Ende etwas an Weite einzubüßen, bis hinauf zum zweiten sekundären Urwirbelsegment bei dem weiblichen als auch bei dem männlichen Thiere. Bei letzterem dienen die neun ersten Segmentalkanäle (Fig. 2) auch dem Samen zur Ausfuhr.

An seiner Mündung nach außen verhält sich der sekundäre Urnierengang wie folgt. Er zieht bis zum viertletzten sekundären Urnierensegment und bezieht in der bereits angegebenen Weise noch seinen Segmentalgang aus dem fünftletzten Segment. Dann erreicht er (Textfig. 2 *sug*) das viertletzte Segment und nimmt an der hinteren Grenze desselben einen Segmentalgang auf ( $\alpha$ ), der einen Ast aus dem viert- und einen anderen aus dem drittletzten Urnierensegment erhält. Ohne weitere Segmentgänge aufzunehmen, mündet er dann für sich in die Genitalpapille (*gp*). Lateralwärts von ihm mündet der von ihm abgespaltene zweite Urnierengang auf der Genitalpapille. Dieser Gang verhält sich folgendermaßen. Es zieht ein dem sekundären Urnierengang fest anlagernder Gang ( $a$ ) vom drittletzten Urnierensegment an nach unten; er kommt aus diesem Segment. Diesem lagert lateralwärts ein anderer an ( $b$ ), der je einen Ast aus dem drittletzten und einen aus dem zweitletzten Segment bezieht. Der nun lateralwärts zu folgende Gang ( $c$ ) kommt zwar aus dem zweitletzten Segment, erhält jedoch einen langen, von hinten nach vorn zu ziehenden Ast ( $c'$ ) auch aus dem letzten Segment. Alle diese Röhren vereinigen sich unweit ihrer Mündung und nehmen zum Schluss noch eine ganz kurze Röhre auf, die einen seiner Äste aus dem zweitletzten ( $d'$ ) und einen aus dem drittletzten Segmente ( $d$ ) bezieht.

Ich habe das beschriebene Verhalten bei einem jungen Männchen beobachtet, und zwar habe ich die gewonnenen Resultate nach einer horizontalen Längsschnittserie eingetragen. Bei einem jungen weiblichen Embryo habe ich nach Totalansicht und nachfolgender Betrachtung der Querschnittserie ganz Ähnliches beobachtet, wobei ich aber die Möglichkeit zugeben möchte, dass bezüglich der Kombination

der einzelnen Segmentalkanäle der vier letzten Urnierensegmente auch andere Möglichkeiten bestehen könnten. Wichtig ist bloß die Thatsache, dass diese Segmente bezüglich ihrer Gänge unter einander sehr vermengt erscheinen, dass ferner der sekundäre Urnierengang noch einen Ast aus dem viertletzten Urnierensegment beziehe. Bei dem großen weiblichen Embryo, sowie auch bei dem jungen Thiere kommt es erst nach erfolgter Vereinigung der beiderseitigen Urnierengänge zu einem ganz kurzen Gange, welcher dann in der Genitalpapille zwischen den beiden MÜLLER'schen Gängen sich nach außen öffnet.

Der Bau der sekundären Urnierengänge ist ein recht charakteristischer. Er besteht aus niedrig cylindrischen Epithelien (Fig. 8 *A*) ohne Cuticula oder Flimmern. Das Epithel der Segmentalgänge ist kubisch (*B*). Beide Epithelien besitzen aber die Eigenschaft, dass ihre gegen das Lumen gekehrte Fläche ein durch Alaunkarmin sowohl als auch durch Hämatoxylin sich intensiv färbendes Exkret überzieht, und dieses Exkret ist noch in dem inneren Ende des Zellleibes vorhanden. Es sondert somit dieser Gang ab, wie auch das Mündungsende des Segmentalganges.

Die einzelnen sekundären Urnierensegmente besitzen einen Bau, der sie auch nach dieser Richtung hin als Einheiten in gewissem Sinne kennzeichnet. Man kann jedes Segment in einen dorsalen und ventralen Abschnitt eintheilen, wobei der dorsale Theil (Figg. 5, 6 *dn*) dem ventralen (*vn*) aufliegt. Medianwärts wird letzterer durch die Interrenalvene (*v.ir*) begrenzt. Der ventrale Abschnitt zeichnet sich durch ein dichtes, lymphoides Gewebe aus, in welches das Nierengewebe wie eingebettet liegt. Es liegen da die Glomeruli (*gl*) und ein Theil der Urnierenkanälchen. Im dorsalen Theil der Urniere liegt nie ein Glomerulus, bloß die Mehrzahl der Kanälchen und medianwärts die Suprarenalkörper (Fig. 5 *srk*), umgeben von einem durchaus lockeren, netzförmigen Bindegewebe, welches von zahlreichen, zumeist nur venösen Gefäßen durchsetzt wird. Die Venen umgeben fast von allen Seiten die Nierenkanälchen und nur spärliches lymphoides Gewebe befindet sich hier, das außerdem eine rein periphere Hüllschicht um den dorsalen Abschnitt des Urnierensegmentes herum bildet.

Die Glomeruli sind, mit Ausnahme in den ersten zwei und den vier letzten Urnierensegmenten, stets in der Sechszahl in jedem sekundären Urnierensegment vorhanden und halten, im unteren oder ventralen Abschnitt gelegen, eine ganz bestimmte Anordnung ein. Wie



horizontale Längsschnittserien zeigen, gruppieren sie sich medianwärts in nach lateralwärts zu konkavem Bogen (Fig. 16 *gl*). Diese Anordnung wird sehr streng eingehalten in den zwischen den vorderen zehn und hinteren vier Segmenten gelegenen Segmenten und erfährt in den vordersten acht Segmenten dadurch eine gewisse Störung, dass manchmal zwei Glomeruli etwas über einander zu liegen kommen (Fig. 6).

Durch diese charakteristische Anordnung der Glomeruli, sowie auch durch ihre bestimmte Zahl wird das sekundäre Urnierensegment wohl markirt.

Die Glomeruli sind durchaus gleich groß und gleich vollkommen entwickelt. So fand ich sie nicht nur bei den untersuchten großen Embryonen, sondern auch bei den jungen Thieren. Nie begegnete mir irgend etwas, was eine Neubildung von Glomeruli aus bereits vorhandenen gezeigt hätte, also weder eine Knospung, wie SEMPER für Selachier angiebt, noch eine Längstheilung, wie dies ja auch vermuthet ward.

Gewöhnlich erfolgt die Vascularisirung des Glomerulus von medianwärts, was ja der Lage der Aorta descendens und der Cardinalvene durchaus entspricht; nur selten war eine geringe Abweichung von dieser Richtung zu bemerken. Die Innentrichter führen ein recht hohes cilientragendes Cylinderepithel, welches, allmählich niedriger werdend und die Cilien verkürzend, in einen gleich weiten Gang sich fortsetzt, der von flimmer- und cilienlosen kubischen Zellen gebildet wird. Es sind das drüsige Zellen mit mehr oder weniger rundem Kerne (Fig. 7 *A*). Ihre freie Fläche trägt keinen Bürstenbesatz und ist auch von keiner Cuticula überdeckt. Die drüsige Natur dieser Zellen geht deutlich daraus hervor, dass die Protoplasmaanordnung wenigstens bei den jungen Thieren öfters eine längsstreifige ist (Fig. 7 *A'*), und zwar durchsetzen diese Streifen von oben nach unten den ganzen Zellleib. Aber auch andere Beobachtungen sprechen für ihre Drüsennatur. Man findet diesen Theil der Nierenschläuche stellenweise in entleertem Zustande. Dann (Fig. 15) sind oft alle Zellen des quergeschnittenen Rohres ganz niedrig geworden, die früher runden Kerne erscheinen von oben nach unten ganz abgeplattet, stark tingirt, und während das Protoplasma unterhalb des Kernes ganz dicht und wohl tingirt ist, bleibt jenes oberhalb desselben ganz ungefärbt und nur einzelne unregelmäßig angeordnete Stränge färben sich. Das Schlauchlumen ist von einem feingranulirten Exkret erfüllt. Andere Male befindet sich nur ein Theil des Röhrenquerschnittes

in dem entleerten Zustande (Fig. 9) und der andere Theil zeigt die Zellen in ihrer hochkubischen Form mit völlig gestreiftem Protoplasma und rundem Kern. Beide physiologischen Stadien der Zellen werden durch Übergangszustände mit einander verknüpft.

Wenn wir jenen Theil des Nierenschlauches, welcher die direkte Fortsetzung des Innentrichters ist und Cilienzellen trägt, als den ersten Abschnitt bezeichnen, so wäre der so eben beschriebene der zweite oder aufsteigende Abschnitt (*Ilg* der Figuren). Ich will noch anführen, dass der zweite Abschnitt bereits bei den großen Embryonen zahlreiche schmale, mit langem schmalen Kern versehene Epithelien aufweist, die zwischen die übrigen Drüsenzellen eingesprengt sind. Da diese schmalen Zellen sich sehr intensiv tingiren, so erhält der zweite Abschnitt des Urnierenschlauches ein sehr charakteristisches Aussehen. Bei den jungen Thieren habe ich dann diese Art Zellen außer im ersten und vierten Abschnitte des Urnierenschlauches überall gefunden und mich auch davon vergewissern können, dass es verbrauchte, zum Abstoßen reife Drüsenzellen sind (Fig. 8 *B*).

Der zweite Abschnitt durchzieht oder berührt oft im Aufwärtssteigen einen Knäuel, der entsprechend jedem Glomerulus in dem ventralen Theil des sekundären Urnierensegmentes (Figg. 5, 6, 16 *p*), gleich lateralwärts neben jedem Glomerulus liegt. Auch durch die Gruppierung dieser Knäuel wird das Segment genauer markirt (Fig. 16). Dieser Knäuel, in dem zum größten Theil, wie wir noch sehen werden, der größte Theil des absteigenden vierten Abschnittes vom Urnierenschlauche sich befindet, zeichnet sich des Weiteren dadurch aus, dass er von einer Kapsel platter Endothelien zusammengehalten wird.

Das Ende des zweiten Abschnittes verlässt den Knäuel im ventralen Segmenttheil, zieht dann nach dorsalwärts in den dorsalen Segmenttheil, beschreibt auch hier noch einige unregelmäßige Schlingen und setzt sich dann in den dritten Abschnitt (Fig. 7 *B*) fort. Dieser ist der längste Theil des Urnierenschlauches, und indem er eine Unzahl von unregelmäßigen Schlingen besitzt, bildet er den weitgrößten Abschnitt vom dorsalen Segmenttheile. Er zeichnet sich durch seine schönen großen, hochkubisch bis niedrigcylindrischen Drüsenzellen aus, und da sowohl seine kugelrunden großen Kerne, als auch der Zellleib sehr hell erscheinen, sondert er sich sehr genau von den übrigen Schlauchabschnitten. Hierzu kommt noch, dass das Schlauchlumen jenes der übrigen Abschnitte um Vieles übertrifft.

Seine Zellen sind die charakteristischen Nierenzellen, wie wir dies überall antreffen. Der Zelleib ist sehr hell (Fig. 7 *B.III.g*), unterhalb des etwas basalständigen Zellkernes erscheint der Zelleib seiner Höhe nach gestreift<sup>1</sup>, was oberhalb des Kernes nicht der Fall ist; hier erscheint der Zelleib bei mittelstarker Vergrößerung vielmehr gleichmäßig fein granuliert. Am oberen Zellenende wird das Protoplasma dichter und nimmt auch eine sehr zarte Tinktion an. Diese Zellen besitzen den charakteristischen Bürstenbesatz an ihrem freien Ende. Dieser scheint sich erst zu bilden, wenn die Zellen ihre Funktion vollständig ausüben, denn bei den großen Embryonen habe ich vergeblich nach dem Bürstenbesatz gesucht. Der Zellkern ist, wie gesagt, kugelförmig und findet man das Chromatin in ihm in mehr oder weniger größere Brocken vertheilt, welche unter sich durch das Filarnetz zusammenhängen.

Dieser Abschnitt geht in den engen vierten Abschnitt des Urnierenschlauches, den man auch den absteigenden nennen könnte, über. So viel ich feststellen konnte, ist der Bau dieses Abschnittes jenem des zweiten gleich, doch wäre es ja immerhin möglich, dass ein mir nicht bekannt gewordener Unterschied doch besteht. Vielleicht lässt sich ein solcher bei älteren Thieren feststellen. Der vierte Abschnitt dürfte im dorsalen Segmenttheil nur von verhältnismäßig geringer Länge sein; sein größter, vielfach gewundener Theil liegt als Knäuel innerhalb einer Kapsel im ventralen Segmentabschnitte, in der ja auch ein geringer Theil, oft vielleicht nur ein durchziehendes Stück des zweiten Abschnittes sich befindet. Die charakteristische Lage dieses Knäuels ist oben schon angegeben worden. Die Knäuel liegen, entsprechend je einem Glomerulus, je eines lateralwärts von dieser, ziehen dann aber, ventralwärts von der Glomeruluslage gelegen (Fig. 5), etwas nach medianwärts. Hier nun tritt aus jedem Knäuel ein Schlauchstück ab, welches den fünften Abschnitt des Urnierenschlauches bildet. Dieser Abschnitt legt sich auch in viele Schlingen, dadurch noch das mediane Stück des Knäuels vergrößernd. Der fünfte Abschnitt unterscheidet sich durch sein Epithel sehr charakteristisch von dem vierten Abschnitte. Niedrig kubische Zellen sind es ja allerdings auch, die seine Wände bilden

---

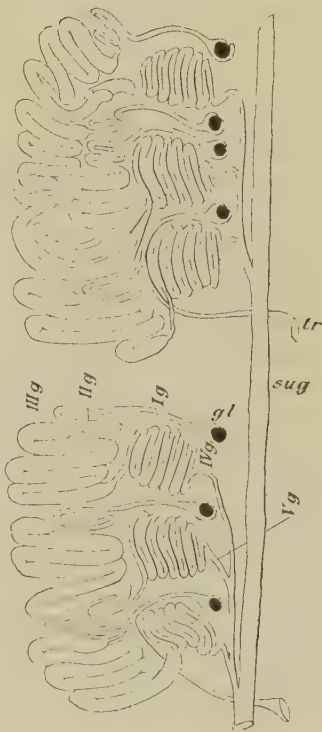
<sup>1</sup> Hier soll nur nebenbei erwähnt werden, dass die subnucleolare Längsstreifung der Epithelzellen des dritten Schlauchabschnittes auf dem Querschnitte der Zelle als die sehr verdickten Knotenpunkte des Plasmareticulums erscheinen (Fig. 10).

(Fig. 8 B), doch sind diese Zellen dadurch ausgezeichnet, dass das Protoplasma oder besser Absonderung im freien Zellende sich sehr intensiv tingirt, und ein gleich intensiv tingirbares Exkret auch im Lumen des Schlauches als Überzug der Zellfläche sich findet. Durch all Das ist eine gleiche Funktion des fünften Abschnittes mit jener des sekundären Urnierenganges erwiesen, wo ja die oben angeführte Erscheinung, wie wir weiter oben sahen, sich auch einstellt.

Die Enden der fünften Abschnitte aller Urnierenkanäle eines sekundären Urnierenabschnittes vereinigen sich nun zu einem gemeinsamen Gange (Fig. 16 g), der seinerseits noch einige Schlingen beschreibt und dann mit nach distalwärts zu gerichtetem spitzen Winkel in den sekundären Urnierengang (*sug*) mündet. Das Epithel wird dabei bei sonst gleich bleibender Funktion immer höher, bis es endlich die Höhe jenes des sekundären Urnierenganges erreicht.

Fassen wir nun das Mitgetheilte an der Hand der Textfig. 1, die ein Schema darstellt, mit einigen Zusätzen zusammen, so kommen wir zu folgendem Ergebnis. Jedes sekundäre Urnierensegment, so weit nicht die ersten zehn und die letzten vier in Betracht kommen, besitzt sechs Glomeruli, die halbkreisförmig mit nach außen gewendetem Bogen im ventralen Abschnitte angeordnet sind. (Auf dem Schema zeichnete ich wegen Platzersparnis in dem einen Urnierensegment nur vier und im anderen bloß drei Glomeruli.) Der Innentrichter der Cöloinkapsel verlängert sich in einen kurzen Gang, von dem aus nur einer der sechs Urnierenschläuche, der Segmentaltrichtergang (*tr*) abgeht. Es verlängert sich dann ein jeder der Urnierenschläuche sehr stark. Der erste Schlauchabschnitt (*I.g*) geht in den zweiten (*II.g*) kurzen und histologisch von ihm verschiedenen Abschnitt über, und dieser wieder setzt sich in den längsten und wohl wichtigsten, dritten Abschnitt (*III.g*) fort, der ausschließlich im dorsalen Urnierensegmenttheil

Fig. 1.





gelegen ist. Der vierte (*IV.g.*), gleichfalls lange, zweitletztlange Abschnitt bildet einen Knäuel und scheint histologisch dem zweiten Abschnitte gleich zu sein. Sein medianes Ende geht in den fünften, der Funktion nach mit dem sekundären Urnierengang wohl gleichgestellten Abschnitt (*V.g.*) über. Alle sechs Abschnitte in einem sekundären Urnierensegment vereinigen sich und münden gemeinsam in den sekundären Urnierengang (*sug.*).

Es ist eine durchaus schwierige Aufgabe festzustellen, welchem der sechs Urnierenschläuche der Trichtergang angehört. Die vielfachen Verschlingungen machen sowohl auf Längs- wie auch auf Querschnittserien es beinahe unmöglich, dies zu eruieren. Jedenfalls geht, wie dies die Lage an Totalpräparaten wie auch an Horizontalschnittserien zeigt, der Trichtergang von einem der drei letzten Urnierenschläuche ab, und in zwei Fällen konnte ich es sogar feststellen, dass der distalste Schlauch es war, von dem der Trichtergang sich abzweigt; darum habe ich dies auch in dem Schema so eingezeichnet. Dies möchte ich aber nicht für alle Fälle behaupten, wenn ich es auch für das Wahrscheinlichste halte. Es müssen wohl zukünftige Untersuchungen an jüngeren Embryonen, wie sie mir zur Verfügung standen, dies feststellen.

Auf dem Schema habe ich in dem einen Segmente die vierten Abschnitte zweier hinter einander folgenden Urnierenschläuche mit einander vereinigt. In den vier letzten Urnierensegmenten kommen solche Vereinigungen vielfach vor, ja sie bilden die Regel. Ob dies auch in den Mittelsegmenten manchmal der Fall ist, vermag ich nicht mit Sicherheit anzugeben und überlasse die Beantwortung dieser Frage zukünftigen Forschungen. Da jedoch die Möglichkeit dafür vorliegt, wollte ich es im Schema nicht unberücksichtigt lassen.

Von den zehn ersten sekundären Urnierensegmenten setzen sich neun beim Männchen durch die Vasa efferentia mit dem Hoden in Verbindung. SEMPER hat für mehrere Plagiostomen festgestellt, dass die Glomeruli des distalen Urnierenendes in Folge des Passirens des Samens durch die Cölomkapsel sich rückbilden und, wie wir ja das wissen, dieser ganze Urnierenabschnitt mit fortschreitender phyletischer Entwicklung nach Abspaltung des LEYDIG'schen Ganges oder des Vas afferens aus dem sekundären Urnierengange sich als Niere rückbildet. Die Segmentalgänge treten dann ganz in den Dienst der männlichen Keimdrüse. Dieser Schritt ist bei *Acanthias* noch nicht erreicht, denn abgesehen davon, dass ein Vas afferens als solcher sich noch nicht abgespalten, sind die Glomeruli, wenn auch der

Größe nach etwas zurückgegangen, als solche noch durchaus funktionsfähig.

Das erste Ursegment (Textfig. 2 1) weist, wie wir gesehen haben, allerdings eine Rückbildung auf, indem seine Cölomkapsel und Glomerulus beim Männchen ganz zerfallen ist und bei dem Weibchen der einzige Urnierenschlauch mit dem sekundären Urnierengange nicht mehr im Zusammenhang steht, und auch das zweite Segment besitzt nur einen Glomerulus und Cölomkapsel und das dritte vier, die aber nach dem Geschlecht die betreffende Verbindung stets aufrecht erhalten. Bei dem jungen Männchen konnte ich auf jeder Seite je fünf Vasa efferentia feststellen (Fig. 2 *ve*), doch ist ja diese Zahl in so fern nicht konstant, da ja SEMPER auch drei und vier Vasa efferentia beobachtet hat. Jedenfalls ist die höchste Zahl fünf.

Auch an den Cölomkapseln dieser Segmente öffnet sich bei *Acanthias* stets nur ein innerer Trichter, und es begegnete mir auf meinen Schnittserien nie der Fall, den SEMPER bei *Selachien* beobachtet hat, dass zwei innere Trichter in eine solche Kapsel sich geöffnet hätten. Solche MALPIGHI'sche Körper nennt SEMPER reitende und hat sie u. A. bei *Chiloscyllium plagiosum*-Weibchen beobachtet. Dass solche Fälle bei jugendlichen Dornhaien nicht vorkommen, rührt wohl daher, dass *Acanthias* eine alte pentanche Squalide ist und die Urniere noch keine gedrungene Form annahm, denn bei *Petromyzon* weiß ich aus eigener Erfahrung, dass solche Cölomkapseln mit sehr großem Glomerulus, in die sogar vier innere Trichter münden, stets durch Vereinigung eben so vieler Cölomkapseln und Glomeruli der Urniere entstanden sind. Hier wäre noch zu bemerken, dass der erste Abschnitt der Urnierenschläuche von *Acanthias* in den neun ersten Segmenten stets sehr kurz ist (Fig. 14 *it*). Der Innentrichter liegt entweder gegenüber der Mündung vom Vas efferens (*ve*), der ein plattes flimmerndes Epithel besitzt, oder aber neben diesem (*ve'*). Stets habe ich nur ein Vas efferens in dieselbe Cölomkapsel münden sehen.

Von den Segmentaltrichtern der ganzen Urniere möchte ich noch mittheilen, dass sie bei *Acanthias* überall gleich groß sind und eine sehr weite, stets schlitzförmige Öffnung besitzen (Fig. 16 *tr*), dass aber jedes Mal die innere Trichterwand an der Mündung die lateralwärtige an Länge um Vieles übertrifft.

Den vier letzten Segmenten der Urniere, die zusammen zuerst von BALFOUR als die Vorläufer des Metanephros gedeutet wurden, fehlen die Segmenttrichter vollständig. Es berühren sich die beiderseitigen

Reihen dieser Segmente medianwärts und dadurch, dass die Schläuche dort auch auf die andere Seite etwas übergreifen, erscheinen auf dem Querschnitte wenigstens die zwei hinteren Paare als einheitliche Gebilde. Dies wird in den beiden vorderen Paaren in so fern nicht vorgetäuscht, da zwischen ihnen der Interrenalkörper (Fig. 11 *irk*) sich befindet. Der durch die hier bereits erfolgte Vereinigung der beiden Interrenalvenen entstandene Anfang der Caudalvenen (*v. ir*) befindet sich ventralwärts vom Interrenalkörper. Gleich wie bisher besitzen auch hier die Segmente einen ventralen und einen dorsalen Theil, wobei der erstere wieder durch das massige lymphoide Gewebe (*lg*), der dorsale aber durch seinen Venenreichthum sich auszeichnet. Gleich wie bisher liegen auch hier die Glomeruli im ventralen Urnierenabschnitt. Hier befinden sich auch die schon besprochenen umkapselten Knäuel (*p*) des vierten Abschnittes der Nierenschläuche.

Was die vier letzten Segmente von den übrigen Urnierensegmenten aber besonders auszeichnet, das ist die große Zahl von Cölomkapseln und Glomeruli. So weit ich feststellen konnte, ist die Zahl dieser Glomeruli in jedem dieser Segmente dieselbe und beträgt 47—49. Diese Zahlen wurden an horizontalen Schnittserien je eines männlichen und weiblichen Thieres festgestellt. An den zwei letzten Segmenten konnte diese Zahl mit Sicherheit konstatiert werden, an den zwei vorderen wäre es aber möglich, dass eine größere Zahl vorhanden ist, die aber nicht über 60 in je einem der Segmente stiege. Bei der Zählung kommt die gesetzmäßige Anordnung der Glomeruli sehr zu Hilfe. Es findet sich nämlich zu dorsalst eine, wieder bogenförmig nach innen zu konkave Reihe von Glomeruli, die jedes Mal aus zwölf Stücken besteht (s. Textfig. 2 *gl* schraffirt). An diese innerste Schicht reihen sich nun die übrigen Glomeruli in der Weise an, dass hinter jedem derselben je eine, nach lateralwärts zu gerichtete Reihe von vier anderen Glomeruli zu liegen kommt (*gl'*). Diese Reihen sind zwar stellenweise etwas gestört, doch nie so stark, dass sie als solche nicht zu erkennen wären. Hinter die zwei letzten Glomeruli der ersten Reihe kommt kein weiterer Glomerulus zu liegen, d. i. es fehlt ihnen ihre nach lateralwärts zu gerichtete radiale Glomerulusreihe, und von den zwei distalen erstreichigen Glomeruli besitzt die Radienreihe des ersten nur zwei und des zweiten nur drei Glomeruli. Auf diese Weise kommt es dann, dass die runde Zahl 60 nicht erreicht wird. Wie gesagt, dürfte diese Zahl in den zwei ersten dieser Segmente erreicht sein.

Durch diese Zahl, nämlich 12 der ersten inneren Glomerulusreihe, scheint es festzustehen, dass diese vier hinteren Urnieren-segmente aus je zwei sekundären Urnierensegmenten durch Verschmelzung entstanden sind, und dass dann jedes der zwölf Glomeruli durch eine nicht weiter bekannte Vermehrungsart, so weit es der Platz gestattete, aus sich vier andere Glomeruli hervorgehen ließ. Hiermit steht auch der Umstand völlig im Einklang, dass, während die Länge eines der anderen Urnierensegmente je einem Muskelsegment entspricht, auf die vier dieser distalsten Segmente sieben, freilich etwas ungleich große Muskelsegmente, der 30.—37. (s. Textfig. 2) entfallen. Denn nur dann müssten acht Muskelsegmente auf diese vier Urnierenabschnitte kommen, falls jedes Mal ein sekundäres Urnierensegment einem Muskelsegment völlig entsprechen würde.

Der Metanephros bestünde somit bei *Acanthias* aus acht sekundären Urnierensegmenten, wobei je zwei sich zu einem Abschnitt vereinigen.

Dem Bau dieser Metanephrosabschnitte wäre noch Folgendes nachzutragen. Was zu-förderst die Anordnung der Glomeruli betrifft, so kommen Verwerfungen der Reihen in den zwei ersten Abschnitten vor, und darum war eben die sichere Zählung der Glomeruli mit der wünschenswerthen Sicherheit nicht durchzuführen. So zeigt ein Querschnitt aus dem zweiten Segment (Fig. 11) vier Glomeruli, beziehungsweise Cölokapseln über einander liegend, von denen die zwei dorsalsten derselben radiären Reihe angehören. Dies geht daraus deutlich hervor, dass dieselben (*gl*) ihre Innentrichtergänge alsbald zu einem gemeinsamen Gange vereinigten. Aber auch sonst waren die Urnierenschläuche von einander nicht immer getrennt, und auf demselben Präparate konnte festgestellt werden, dass drei absteigende Schlauchabschnitte (*IV.g*) sich mit einander vereinigten. Es kommt hier also zu sehr verschiedengradigen Vereinigungen der Urnierenschläuche unter einander, bevor dieselben in den

Fig. 2.





Endgang münden würden. Es kommt hierdurch aber auch zu sehr complicirten Verschmelzungen an den Mündungsstellen des vierten Schlauchabschnittes. Dadurch aber wird, wie wir weiter oben sahen, die segmentale Anordnung der Mündungen in den sekundären Urnierengang (s. Textfig. 2) sehr gestört. Nur von den beiden ersten tertiären Segmenten gelangte ein Ausführungsgang direkt in den sekundären Urnierengang; aber auch dieser war kein ursprünglicher mehr, sondern entstand durch Verschmelzung zweier Endgänge. Die übrigen Endgänge sind aber vom sekundären Endgange völlig emancipirt und haben alle zusammen eine getrennte Mündung in die Genitalpapille.

Die älteren Angaben, wie u. A. jene von LEYDIG über die Inter- und Suprarenalkörper, die vielfach mit den Nebennieren der Amnioten verglichen wurden, wollte ich hier nicht ausführlicher anführen, denn dieselben sind in zwei neueren Arbeiten von AICHEL (1) und A. KOHN (8) ziemlich genau besprochen worden. Speciell über diese Gebilde der Selachier haben diese zwei Autoren berichtet, doch machte vor ihnen schon C. RABL (11) die Angabe, dass »der Interrenalkörper oder die sogenannte Zwischenniere bei Torpedo und Scyllium in zahlreiche solide, vielfach durch einander geschobene Schläuche vertheilt« erscheint, »zwischen welchen sich spärliches gefäßführendes Bindegewebe findet«. Dann setzt er weiter hinzu: »Die Entwicklung der Zwischenniere lässt keinen Schluss auf ihre funktionelle Bedeutung zu; sie setzt uns aber auch nicht in den Stand, die Frage zu entscheiden, ob dieses Organ der Selachier mit der Nebenniere der höheren Wirbelthiere verglichen werden dürfte« (l. c. pag. 761).

Von dem Interrenalkörper hatte WELDON (16) berichtet, dass er ontogenetisch zuerst paarig auftrete, was ja auch VAN WIJHE (18, 19) bestätigt und ein abgelöster Theil der Urniere sei. A. KOHN kommt zu dem Ergebnis, dass der Interrenalkörper der Selachier, der »als ein unpaares Organ an der Dorsalfläche des caudalen Abschnittes der Niere, nahezu in der Medianebene« gelegen ist, die »eigentliche Nebenniere der Selachier sei«. Er besteht »aus verzweigten, vielfach zusammenhängenden Epithelsträngen, die durch weite, dünnwandige Blutgefäße von einander getrennt sind«. Eine bindegewebige Kapsel umhüllt das ganze Gebilde. Dagegen sind »die Suprarenalkörper ein integrierender Bestandtheil des Sympathicus und haben mit der Nebenniere der Selachier nichts gemein« (l. c. pag. 290). KOHN'S Angaben beziehen sich auf Scyllium, Mustelus, Torpedo und Myliobatis, also auf Repräsentanten der jüngeren Squaliden und der jüngsten

Selachierlinie. Der Interrenalkörper ist nach KOHN bei *Torpedo marmorata* einheitlich und ziemlich kurz, ein ziemlich weit nach vorn reichender Streifen bei *Scyllium canicula* und *Mustelus laevis*. Bei letzteren Formen ist der Körper diskontinuierlich, indem er in einzelne hinter einander lagernde Partien von verschiedener Länge zerfällt. Die Zellbalken, aus denen der Interrenalkörper sich zusammensetzt, bestehen aus einer mehrschichtigen Lage polygonaler Epithelzellen. Nur in den randständigen Zellsträngen ist eine gesetzmäßige Anordnung der Zellen zu erkennen, nicht aber in den inneren, wobei aber auch hier der Charakter der Epithelzellen bestehen bleibt. Die Zellen schließen gelbe Fetttropfchen in sich.

Als Suprarenalkörper (BALFOUR) werden jene paarigen Körperchen bezeichnet, die sich unmittelbar den sympathischen Ganglien des Grenzstranges fest anschließen, und auch von LEYDIG (9) wurde die Beobachtung gemacht, dass sie durch Arterienzweige, welche aus der Aorta dorsalis stammen, berührt werden. LEYDIG hielt sie für eigenartige Blutgefäßdrüsen. Wohl am zahlreichsten wurden sie bei *Scyllium* beobachtet, wo ihre höchste Zahl 30 erreichen soll. Das vorderste Paar unter ihnen ist viel umfangreicher als die übrigen.

Der LEYDIG'schen Auffassung tritt nun KOHN, wie schon erwähnt, entgegen, indem er die Suprarenalkörper ausschließlich dem sympathischen Nervensystem zuteilt. Dieser Irrthum KOHN's erklärt sich wohl aus dem Umstande, dass er mit seiner Untersuchung an jüngere Formen der Selachier herantrat.

ACHEL will beobachtet haben, dass bei *Pristiurus* und *Torpedo* die Interrenalkörper (er spricht von mehreren, die jenen von KOHN angegebenen einzelnen Abschnitten entsprechen würden) sich weit früher ontogenetisch entwickeln als die Suprarenalkörper, also eine Angabe, die jener von BALFOUR und VAN WIJHE widerspricht. Wichtig ist AICHEL's Angabe, dass auch der Interrenalkörper sich paarig anlegt, was übrigens auch schon früher beobachtet ward. »Sie entstehen als eine Wucherung von Zellen, die an der inneren Wand der Urnierentrichter ihren Anfang nimmt« (l. c. pag. 18). Die Suprarenalkörper legen sich gleichfalls paarig an, was ja aprioristisch anzunehmen ist, und zwar aus Querkänälehen der Urniere, aus solchen, »die untergehen und bei denen die Verbindung mit dem Leibeshöhlenepithel verloren gegangen ist«. Hierdurch wird WELDON's durch VAN WIJHE bestrittene Angabe, wonach die Supra-

renalkörper von der Urniere abstammen, bestätigt, und der KOHN'schen Angabe, wonach die Suprarenalkörper ausschließlich dem Sympathicus beizuzählen seien, gewissermaßen entgegengetreten.

Hier will ich nun meine eigenen Beobachtungen über den Interrenal- und die Suprarenalkörper folgen lassen.

Es giebt bei *Acanthias* nur einen Interrenalkörper, und zwar einen ganz einheitlichen. Somit ist hier bereits die Verschmelzung sowohl der einzelnen hinter einander folgenden Abschnitte, als auch der beiderseitigen Theile erfolgt. Er liegt medianwärts, etwa in gleicher Länge mit dem ersten und zweiten Metanephrossegment, ist aber sonst etwas kürzer als diese beiden zusammen, so dass er mit seinem proximalen und distalen Ende den Anfang des ersten und das Ende des zweiten Metanephrosanges nicht mehr erreicht (Textfig. 2 *irk*). Im Querschnitt erscheint er von ovoider Form mit senkrecht gestellter langer Achse (Fig. 11 *irk*); so auch der Länge nach, doch ist er um Vieles länger als hoch. Genauestens liegt er zwischen den beiderseitigen Urnierenhälften, d. h. deren dorsalen Abschnitten. Er ist durchaus kompakt und wird von einer bindegewebigen Kapsel umhüllt. Obgleich Blutgefäße in ihn sich einsenken, so ist er doch nie so gefäßreich, wie dies KOHN für andere Selachier angiebt. Auch ist ein Unterschied von jenen jüngeren Selachiern (*Mustelus*, *Torpedo* und *Myliobatis*) in so fern vorhanden, als die massiven Schläuche auch im Inneren so gut umschrieben sind, wie an dem Rande. Die Schläuche schlängeln sich vielfach (Fig. 4), doch habe ich eine Gabelung an ihnen nicht wahrzunehmen vermocht. Oft liegen die Zellkerne in dem Schlauche zweireihig und sind die Reihen von einander entfernt (*a*), ohne dass jedoch ein Lumen sich zwischen ihnen befände. Zumeist liegen die rundlichen, bis abgeplatteten Zellkerne, von oft ungleicher Größe, in der Mitte des Stranges oder auch ziemlich unregelmäßig vertheilt. Zellgrenzen lassen sich nur selten beobachten und ich weiß nicht, ob diese Beobachtung nicht bloß auf Täuschung beruht. Sehr bemerkenswerth ist der Umstand, dass jedem kompakten Schlauche eine Basalmembran zukommt, doch sind die platten, stark chromatophilen Kerne der Membran vielfach mit ihrer Längsachse nach innen zu gekehrt, und auch zwischen den anderen Zellkernen des Schlauches findet man nun von der Membran losgelöste Zellkerne. Es macht ganz den Eindruck, als wenn diese Kerne nach innen zu wandern beginnen und die Membrana propria in der Auflösung sich befände.

Auf einer anderen Stufe der Rückbildung befinden sich die

Suprarenalkörper. Diese sind bei *Acanthias* noch durchaus segmental angeordnet und es entspricht jedem sekundären Urnieren-segment ein solcher Körper. Es lagert je zwischen zwei solcher Urnierensegmente ein Suprarenalkörper (Textfig. 3 *srk*). Wie jedoch das Verhalten an dem proximalen (Textfig. 4) und distalen Abschnitte der Urniere es zeigt, gehört jeder Suprarenalkörper dem vorhergehenden Urnierensegmente an. So kommt das letzte Paar von ihnen in nächste Nähe des Interrenalkörpers zu liegen. Die Mesonephrossegmente besitzen keine Suprarenalkörper. Die Suprarenalkörper liegen eigentlich nie der dorsalen Urnierenhälfte auf, sondern sind jedes Mal in dessen Gewebe eingebettet (Fig. 5 *srk*) und haben hier ihre Lage genauestens an der oberen medianen Ecke des dorsalen Urnierenabschnittes. Ein Ast der Aorta dorsalis senkt sich, wie wir dies noch von LEYDIG her wissen, in den Suprarenalkörper ein, und obgleich dieser feine Arterienast feinste Ästchen in dem jedesmaligen Suprarenalkörper zurücklässt, so durchsetzt er doch nur diesen und gelangt dann zur Glomerulusschicht der Urniere.

Jedem Suprarenalkörper sitzt von oben, wie wir ja dies auch von LEYDIG noch wissen, für gewöhnlich je ein rundes sympathisches Ganglion auf (Fig. 5 und Textfig. 3 *sg*). Somit sind bei *Acanthias* auch die Ganglien des Sympathicusstranges noch streng segmental angeordnet, was sich, wie wir ja wissen, bei anderen jungen Selachierformen, wie etwa *Pristiurus* ist, nur noch ontogenetisch zeigt, dann aber die segmentale Anordnung einer stellenweisen Verschmelzung Platz macht. Sowohl die Suprarenalkörper als auch die Ganglien sind bis auf den proximalsten Theil der Urniere unter einander ziemlich gleich groß. Anders in den drei ersten sekundären Urnierensegmenten. Es sind hier die drei Suprarenalkörper, jener im ersten, also schon rudimentäres Segment (Textfig. 4 1. *srk*), dann im zweiten (2. *srk*) und dritten (3. *srk*) sekundären Urnierensegment um Einiges größer wie die der nächstfolgenden sekundären Urnierensegmente. Auch bezüglich der anliegenden sympathischen Ganglien ist in so fern ein eigenartiges Verhalten zu verzeichnen, als die Ganglien hier nicht auf-, sondern den Suprarenalkörpern anliegen. Im ersten sekundären Segment befindet sich

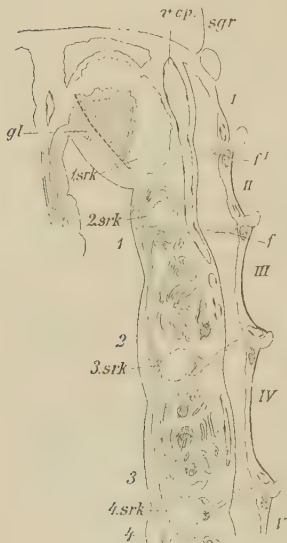
Fig. 3.





bloß ein Ganglion (punktirt auf der Textfig. 4), im zweiten drei und im dritten zwei. Im ersten Segment liegt das Ganglion dem Suprarenalkörper von innen und oben an; im zweiten liegen an dieser Stelle zwei, ganz nahe an einander geschobene Ganglien, während ein drittes von lateralwärts dem Suprarenalkörper anliegt. Alle drei sind durch nervöse Stränge mit einander verbunden, doch nimmt das laterale Ganglion die Verbindung mit dem Spinalnerven auf. Dem

Fig. 4.



dritten sekundären Segment endlich liegt medianwärts nur ein, doch größeres Ganglion an, während ein kleineres gleich im zweiten Segmente lateralwärts anliegt und gleich wie dort sich verhält.

Die nach medianwärts anliegenden Ganglien werden unter einander kettenförmig durch den Grenzstrang des Sympathicus verbunden; das Ganglion des ersten sekundären Segmentes erhält seine nervösfaserige Längsverbindung aus einem großen Ganglion (Textfig. 4 und Fig. 2 1.srk), das jederseits hinter dem Perikard, an der Leberwurzel und lateralwärts von den Tuben gelegen ist. Aus diesem Ganglion, welches somit das erste sympathische Ganglion im Cölom ist, gehen auch Faserbündel medianwärts, u. A. in den Hoden.

Ich breche hier einstweilen ab und will die Struktur der Suprarenalkörper von *Acanthias* schildern. Jedes derselben wird von einer bindegewebigen Kapsel umgeben. Da eine solche Kapsel auch dem aufliegenden sympathischen Ganglion zukömmt (Fig. 3 sg), so sind Ganglion und Suprarenalkörper (srk) von einander stets scharf getrennt. Das Ganglion selbst hat zumeist im Querschnitte eine tadellos runde Form, doch ist es im Längsschnitte oval. Die meisten der Ganglienzellen sind mit ihrer Spitze nach innen gerichtete bindegewebige birnförmige Elemente mit sehr großem Zellkern. Der Zellleib besitzt jene, dem Sympathicusganglion eigene Kapsel, der zahlreiche Kerne ansitzen. Dadurch, dass die birnförmigen, gelbpigmentirten Ganglienzellen mit ihrem spitzen Ende nach innen gerichtet sind, erhält man auf dem Querschnitte schöne Bilder von Rosettenform (Fig. 5 sg). Diese Zellen sind ziemlich von gleicher Größe und entsenden ihre

Fortsätze vom zugespitzten Ende. Nur wenige kleinere Ganglienzellen sind multipolar im gebräuchlichen Sinne des Wortes. Das Innere des Ganglion, so weit es nicht von den Fortsätzen der randständigen Ganglienzellen eingenommen wird, wird durch das Faser-netz und großkerniger Neuroglia ausgefüllt.

Die einzelnen Suprarenalkörper erscheinen schon bei äußerlicher Betrachtung an ihrer Oberfläche nicht glatt, sondern es sind zahlreiche kleinere, hügelige Erhabenheiten an derselben vorhanden. Vollends auf Schnitten erweisen sich diese Erhabenheiten als die äußere Fläche von Schläuchen, von denen die Interrenalkörper ursprünglich gebildet werden. An den Rändern der Suprarenalkörper sind die Epithelzellen noch so angeordnet, dass man wenigstens an der Wand, nach auswärts, ganz deutlich die ursprüngliche Zusammensetzung aus Schläuchen erkennen kann, ja diese sich in der Auflösung begriffenen Schläuche zeigen stellenweise sogar Lumina. Aber bereits die innere Seite der Schläuche zeigt diese Anordnung nur noch undeutlich, und im Inneren des Körpers liegen die großen Zellkerne wirr durch einander, nur selten kommt es zu einer regelmäßigen Anordnung. Dort wo dies geschieht, besonders in der Randschicht, sieht man um die Schlauchzellen kreisförmig angeordnete, platte bis halbmondförmige, stark tingirbare Zellkerne (*y*), die lose da liegen. Zweifellos handelt es sich hier um die Kerne der aufgelösten Membrana propria der Drüsenschläuche. Im Inneren finden sich zwar diese dunklen Kerne auch, doch gleichfalls im wirren Durcheinander. Es fehlt hier dann überhaupt auch jede deutliche Zellgrenze. Nicht selten erhielt ich auch den Eindruck, wie wenn ein anliegendes kurzes Schlauchstück, das mit dem einen Ende frei war, mit dem anderen sich bereits im Suprarenalkörper befände, also von dem oberen aufgenommen wurde. Da ich jedoch einen eventuellen Irrthum nicht für ausgeschlossen halte, habe ich solche Fälle nicht abgebildet.

Vielfach erkennt man auch in der Nähe der Arterie (*ar*) von ihr nach allen Richtungen ausgehende Gefäßäste (*a*), von denen aber wenige ein Lumen aufweisen und die meisten obliterirt sind. Es legen sich dann ihre Endothelwände ganz fest an einander. Vielfach findet man gelbe Pigmente in den Zellen der Suprarenalkörper.

Die Suprarenalkörper von *Acanthias* sind somit ein Haufen von abgeschnürter und fest an einander lagernder, jedoch in der Rückbildung sich befindender Urnierenschläuche, die, streng den sekundären Urnierensegmenten entsprechend, segmental angeordnet

sind und denen von dorsalwärts die gleichfalls segmental angeordneten Ganglienknotten des Sympathicusstranges zwar fest anliegen, doch von denselben sowohl durch ihre neurogliale Hülle, als auch durch die bindegewebige Kapsel der Suprarenalkörper scharf getrennt sind.

Es ist somit die Annahme KOHN's, dass die Suprarenalkörper mit der Urniere nichts zu thun hätten und bloß dem sympathischen Nervenstrange angehörten, irrig, denn diese Körper haben im Gegen-theil mit jenem nervösen Strang nichts weiter zu thun, als die reine Berührung.

Dasselbe gilt vom ersten und sehr großen Suprarenalkörper, denn auch ihm ist das Ganglion (Textfig. 4 *gl*) bloß eingelagert. Dieses mächtige Ganglion, das an Größe die übrigen Ganglien der Kette vielleicht um das Zwanzigfache übertrifft, ist histologisch genauestens so gebaut, wie dies KOHN für andere Selachier schildert, und seine Abbildung (l. c. Fig. 8) von Torpedo passt genauestens auch auf das große erste sympathische Ganglion von *Acanthias*. Der Unterschied von den anderen Ganglien des sympathischen Stranges besteht somit nur darin, dass in dem großen Ganglion die multipolaren Zellen an Zahl die birnförmigen bei Weitem übertreffen.

Auch der erste Suprarenalkörper hat einen ganz immensen Umfang und übertrifft an Größe die übrigen Suprarenalia wohl sogar um das Dreißigfache. Er ist (Textfig. 4 *1.srk*) von innen eingebuchtet, so jedoch, dass das Ganglion, das in dieser Einbuchtung einlagert, zwar eine Unterlage, doch keine Decke von dem Suprarenalkörper erhält. Das Ganglion ist abermals vom Suprarenalkörper auf dieselbe Weise getrennt, wie dies von den anderen Suprarenalia von mir angegeben wurde: Das Ganglion besitzt seine neurogliale Umhüllung und der Suprarenalkörper die bindegewebige Kapsel.

Am äußersten Rande des großen Suprarenalkörpers ist der Bau derartig, dass, wie an der übrigen Suprarenalia, die ursprüngliche Zusammensetzung aus Schläuchen wenigstens stellenweise erkennbar ist. Je mehr man aber nach innen gelangt, um so verworrener liegen die Zellkerne durch einander, bis zum Schlusse die ursprüngliche Tektonik vollständig verwischt wird. Es lockert sich dann das Gewebe, ohne jedoch zur völligen Auflösung zu gelangen.

Nachtragen möchte ich hier noch, dass, während ich sonst an meinen horizontalen Schnittserien für jeden der Ganglienknotten des sympathischen Stranges die Verbindung mit den Spinalnerven zu ermitteln vermochte (Textfigg. 3, 4 *f*), mir dies für das erste große

Ganglion mit wünschenswerther Sicherheit nicht gelang. Es zieht zwar ein Strang allerdings hin (Textfig. 4 *f'*) und wird sich wohl unzweifelhaft mit dem Ganglion verbinden, doch ob dies die einzige derartige Verbindung sei, weiß ich nicht anzugeben.

Der erste große Suprarenalkörper ist somit auch in jeder Weise den übrigen Suprarenalia homolog und man muss ihm auch von seinem eigentlichen in der Rückbildung befindlichen Drüsenkörper das ihm bloß einlagernde Sympathicusganglion trennen. Er ist, wie auch das Ganglion offenbar, durch vielfache Verschmelzung von segmental angeordneten Theilen entstanden, was sowohl, als auch das mächtige, ihn umgebende pseudolymphoide Gewebe, auf rückgebildete Nierentheile schließen lässt.

Zur Naturgeschichte der Urniere scheint mir auch das lymphatische oder wie FELIX (7) sich ausdrückt, pseudolymphatische Gewebe zu gehören, welches den ventralen Abschnitt der sekundären Urnieren-segmente als Zwischengewebe ausfüllt, und von welchem schon SEMPER angiebt, dass es am proximalen Ende der Urniere besonders stark angehäuft ist.

Es liegt, wie bereits mitgetheilt wurde, entlang der ganzen Urniere im ventralen Theil derselben (Figg. 5, 9, 11, 16 *vn*) und umgiebt allseitig das Urnierengewebe. Im proximalsten Abschnitt der Urniere greift es sogar auf den dorsalen Abschnitt über, liegt dann in großer Masse um das erste rudimentäre Urnierensegment und umhüllt auch den ersten Suprarenalkörper. Beim männlichen Thiere ist es selbst am Hodenrande, wenn auch in spärlichen Mengen, anzutreffen. Bei den Embryonen ist dies Gewebe äußerst dicht und bei jungen Thieren sieht man nur stellenweise eine geringe Lockerung. Es liegen Zelle an Zelle ganz fest an einander (Fig. 13). Man sieht da Zellen mit großen, fast runden, durchaus normalen Kernen, dann solche, in denen das Chromatin sich einseitig angehäuft hat. Nur zu häufig kommen aber auch Kerne vor, die eine Bohnenform haben, also etwas einseitig eingeschnürt sind, und endlich zeigt sich der Degenerationsprocess des Kerns auch in einem Zustande, der jede andere Deutung ausschließt, die Kerne sind nämlich ganz zusammengeschrumpft und intensiv tingirt. Nie konnte ich irgend welche mitotische Figuren in diesen Kernen erkennen.

Es kommen zwischen all diesen Kernformen in den gut un-  
grenzten Zellleibern sowohl ganz freie, lange und schmale Kerne (Fig. 13 *b*), um die jedwelcher Zellleib vollständig fehlt, vor. Diese Kerne sind sehr chromatinreich.

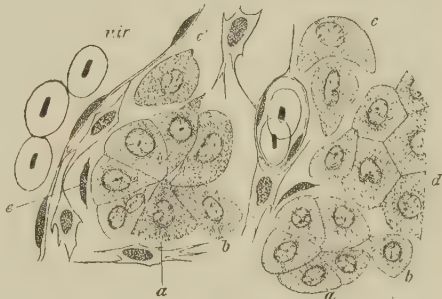


Das vorliegende Gewebe ist identisch mit jenem bei Forellen-embryonen, welche FELIX (7) als pseudolymphoides Gewebe benannt hat und von welchem er angiebt, dass bei hungernden Lachs-embryonen es fast vollständig schwindet. Auch giebt er von diesen Zellen an, dass sie sich allmählich zu rothen Blutkörperchen umwandeln. Schon vor FELIX hatte H. E. ZIEGLER (20) die Vermuthung ausgesprochen, dass diese Zellen im ausgebildeten Teleostier eine Bildungsstätte von Blutkörperchen seien, ohne zu sagen, ob weißen oder rothen. Ich selbst kenne dieses Gewebe bei großen, also alten Exemplaren von *Acanthias* eben so wenig, als von irgend einem anderen Selachier und kann somit darüber nicht berichten, wie weit dieses pseudolymphoide Gewebe sich dort erhält. Doch habe ich bei *Mustelus laevis* beobachtet, dass dies pseudolymphatische Gewebe schon bei Embryonen von 9 cm Länge völlig schwindet. Bei den jungen Thieren von *Acanthias* habe ich an verschiedenen Stellen der Urniere beobachtet, dass dieses Gewebe sich etwas lockert und dann hier eine eigenartige Umwandlung vor sich geht. Man sieht dann viel mehr degenerirte, also geschrumpfte Kerne in diesen Zellen (Fig. 3 *x'*) als bei den großen Embryonen. Ferner sieht man stellenweise Lymphkörperchen zwischen die Zellen eingedrungen. Je mehr solche weiße Blutkörperchen sich einfinden, um so weniger sind von den anderen Zellen vorhanden (*x*); auch kann man die Beobachtung machen, dass an solchen Stellen das Protoplasma um die Zellen des pseudolymphoiden Gewebes völlig schwindet und dann vielfach nur freie Zellkerne daliegen. Ferner sah ich manchmal, dass ein weißes Blutkörperchen oder Phagocyte einer pseudolymphoiden Zelle sich anlegte und dann der Zellkörper letzterer vermindert war. Auf mich machte es aber immer den Eindruck, dass diese Zellen von den Phagocyten aufgezehrt würden, als dass solche aus ihnen entstünden. Damit stünde aber auch die Beobachtung FELIX's im Einklang, dass bei hungernden Lachs-Embryonen sich dieses Gewebe vermindere.

Ob dieses pseudolymphoide Gewebe ganz vom rückgebildeten Urnientheil sich herleitet, vermag ich nicht ohne Weiteres zu behaupten, dass aber solche vielfach demselben Zellen zuführen, das habe ich direkt beobachten können. An der medialen unteren Ecke der Urniere (Fig. 6 *x*) finden sich im proximalen Ende der Urniere in Zerfall begriffene Nierenschläuche. An solchen Nierenschläuchen war die Basilmembran völlig aufgelöst und nur die noch in nächster Nähe der Schläuche (Textfig. 5 *e*) gelegenen langen und niederen chromophilen Kerne der Membran erinnerten an dieselbe. Das

Lumen war in den Schläuchen geschwunden und die Zellen schickten sich an, aus dem Zellverbande zu treten (*b*). Andere Schläuche oder Theile derselben waren schon ganz zerfallen, ihre Zellen standen einzeln da (*c*, *c'*) und die Zellen waren im Begriff, dem pseudolymphatischen Gewebe sich anschließend, deren Zellenzahl also zu vermehren. Auch an der dorsalen Fläche der Urniere (Fig. 9 *y*) finden sich in Zerfall begriffene Urnierenschläuche. Ich habe einen solchen, der Länge nach geschnittenen Schlauch dargestellt (Fig. 12), der noch an einem seiner Enden sogar ein Lumen aufwies (*rds'*); rechts (*rds*) fehlte ein solches. Dieser Schlauch erschien in der Mitte wie durchgerissen, obgleich das Präparat tadellos erhalten war. Es war an dieser Stelle die Basalmembran aufgelöst, was die einzelnen fre gewordenen Kerne (*b*) zeigten; die früheren Drüsenzellen rundeten sich ab und traten (*a*) heraus aus dem Schlauche. Die schon beschriebenen rückgebildeten Kernformen des pseudolymphoiden Gewebes waren hier bereits innerhalb des Schlauches vertreten.

Fig. 5.



Auf diese Weise kommt gewiss das gesamt-pseudolymphoide Gewebe des dorsalen Urnierentheiles zu

Stand. Auch dass ein guter Theil dieses Gewebes im ventralen Abschnitte auf diese Weise zu Stande kam, dafür scheinen mir die schon angeführten langen und freien Zellkerne (Fig. 13 *b*) zwischen den Zellen des Gewebes zu sprechen, die nur als Kerne der aufgelösten Basalmembranen gedeutet werden können.

Ich habe nie etwas beobachtet, mit Ausnahme eines einzigen Falles und dies im ersten sekundären Urnierensegment, was auf eine Auflösung von Glomeruli hingedeutet hätte. Aber auch dort habe ich nur einen einzigen solch rückgebildeten Glomerulus plus Kapsel beobachtet. Auf dem Längsschnitte bildete die Basalmembran eine förmliche Begrenzung für eine große Gruppe »pseudolymphoider« Zellen, die alle Stadien der Rückbildung aufweisen (Fig. 17). Es scheinen somit sämtliche Theile, die da sind, der Glomerulus, die Cölokapsel und der Innentrichter, völlig zerfallen zu sein.

Fassen wir zum Schlusse zusammen, was die vorliegende Untersuchung über die Urniere von *Acanthias* zu ermitteln vermochte, so ergeben sich eine Reihe zu beantwortender Fragen.

Die Urniere von *Acanthias* bleibt zwar nicht auf dem Stadium stehen, in dem nur ein einziges Segmentalorgan auf ein Muskelsegment fällt, welches Verhalten noch in der Ontogenie sich erhalten hat, ist aber trotzdem die ursprünglichste unter den bekannten Selachier-Urnieren. Die Trichtergänge sind bis auf die ersten zehn und jenen des distalsten Endes der Urniere alle erhalten und die Trichter offen, wobei die Urniere in Segmente zerfällt, die beiläufig jenen der Muskelsegmente entsprechen. Diese Urnierensegmente sind aber sekundäre, denn jedes derselben enthält sechs Glomeruli und eben so viel Schläuche, doch fehlen diesen, bis auf einen, die Trichtergänge und Trichter. Der distalste Abschnitt der Urniere hat sich aber besonders konzentriert und es sind auch dafür Gründe da, dass es sich aus jederseits vier sekundären Urnierensegmenten zusammengesetzt hat. Da sich ferner auch die Ausführungswege bis zu einem gewissen Grade von dem sekundären Urnierengange emancipiert haben, so ist die BALFOUR'sche Annahme, dass in diesem distalsten Urnientheil der Vorläufer des Metanephros zu sehen ist, durchaus berechtigt. Von den zehn ersten sekundären Urnierensegmenten haben sich die neun hinteren in den Dienst der Geschlechtsdrüse gestellt, doch, in so fern nur fünf Vasa efferentia vorhanden und neun sekundäre Segmente im Spiele sind, so sind schon Verschmelzungen unter den hierzu umgebildeten Trichtergängen eingetreten. Auch bereits bei *Acanthias* ist eine Rückbildung proximalster Urnientheile zu verzeichnen. Denn wenngleich auch nur von dem ersten Urnierensegmente eine bis zum gewissen Grade erfolgte Rückbildung zu erkennen ist, so sprechen auch noch andere Gründe dafür.

Es ist aber gleichzeitig festgestellt worden, dass Urnierenerschläuche sich rückgebildet haben und zwar in zweifacher Weise, erstens durch völligen Zerfall und zweitens durch völlige Absonderung von der Urniere und allmählich beginnender Rückbildung. Die letzten, in dieser Art umgewandelten Urnientheile sind noch in den segmental angeordneten Suprarenalkörpern und dem Interrenalkörper enthalten. Letzterer entstand aber aus paarigen Anlagen, wie hierfür Belege in der Litteratur vorliegen und somit ist er die Summe der Suprarenalkörper des Metanephros. Zu seiner einheitlichen Gestalt gelangte er in Folge der großen Konzentration in dem distalsten Ende der Urniere. Die segmentale Anordnung der Suprarenalkörper weist direkt

darauf hin, dass aus jedem sekundären Segmente gleich große Abschnitte der Rückbildung anheimfielen<sup>1</sup>.

Was den großen, ersten Suprarenalkörper betrifft, so weist dieser direkt darauf hin, dass ein gutes Stück des proximalsten Urnierenendes sich völlig rückgebildet hat. In jeder Beziehung unwahrscheinlich ist es, dass es sich dort um den rückgebildeten Pronephros des *Acanthias* handeln würde. Die Ontogenie für andere jüngere Selachier hat ergeben, dass, wie C. RABL es für *Pristiurus* festgestellt hat, der Pronephros schon bei Embryonen mit 40—45 Urvirbeln seinen Höhepunkt erreicht und von da an sich rückzubilden beginnt. Diese Rückbildung erfolgt sehr rasch und die vier Segmente, aus denen der Pronephros besteht, verschwinden bald darauf. Von der embryonalen Vorniere erhält sich bloß ein Theil, die Tube. Obgleich *Acanthias* eine viel ältere Form als *Pristiurus* und jene Selachier ist, auf die sich die Angaben über das Verhalten des bloß embryonalen Pronephros beziehen, so ist es doch kaum anzunehmen, dass bezüglich des Pronephros hier größere Unterschiede bestehen würden und dass sich vom Reste der Vorniere bei *Acanthias* mehr erhalten hätte, als die

<sup>1</sup> Bei *Ichthyophis* leitet SEMON (13, pag. 102—103) die »Nebenniere (interrenales Organ)« von der »Fortsetzung der abgeschnürten Leibeshöhle der Vorniere und seinen segmentalen Verbindungen mit der Urniere« ab. Jenes »interrenale Organ« von *Ichthyophis* würde aber bloß dem ersten großen Suprarenalorgane von *Acanthias* entsprechen und die anderen Nebennierenstränge, die sich bei *Ichthyophis* in allen Segmenten finden sollen, werden wohl eben so wenig mit der Vorniere in genetische Beziehung zu bringen sein, wie die übrigen Suprarenalia und das Interrenale von *Acanthias*. Dafür spricht ihre Lage und die durchaus segmentale Anordnung in der Urniere des *Acanthias*. Man wird überhaupt gut thun, wenn man vorerst die einzelnen in der Rückbildung sich befindenden Theile der Vor- und insbesondere der Urniere bei den Wirbeltieren, die nur zu oft unter der Bezeichnung »Nebennieren« zusammengeworfen wurden, einstweilen aus einander hält. Es muss jedes Mal festgestellt werden, um was es sich eigentlich handelt, denn es ist wohl vorauszusetzen, dass man es nicht immer mit denselben Rudimenten der Niere (Vor- + Urniere) zu thun hat. So ist wohl ein Vornierenrudiment bei den Anamniern überall, selbst bei den Selachiern noch, vorauszusetzen, während bei den höheren Amnioten höchstens ein Theil der Urnierenrudimente zu erwarten ist. Darum stimme ich mit AICHEL darin überein, dass nur der letzte Abschnitt der Suprarenalia, das Interrenale, mit der eigentlichen Nebenniere der Amnioten gleichzustellen ist. Er ist zugleich derjenige Theil der Rückbildungsreihe, welche mit Ausnahme der Cyclostomen, wo ein Metanephros nie zur Ausbildung gelangt, sondern jenen Urnierenabschnitt zeitig sich rückbildet, bei sämtlichen Cranioten zu finden ist. Manches aber unter diesen Rudimenten, was bei einer höheren Gruppe sich findet, ist noch ein funktionsfähiger Theil der Urniere bei einer niedrigeren.



Tube. Darum nehme ich an, dass der erste große Suprarenalkörper der Rest unbekannter, doch einer ansehnlichen Zahl von Urnierensegmenten sei und dass somit die Rückbildung des proximalen Urnierenendes eine größere sei, als es zur Zeit scheint. Ob freilich sekundäre Urnierensegmente es waren, die sich umbildeten, oder primäre, dies wäre erst festzustellen.

Den sekundären Urnierensegmenten gingen die primären, noch in der Ontogenie auftretenden voraus, und zwischen diesem Stadium und jenem des jungen *Acanthias* müssen noch andere zur Zeit unbekannte sich eingeschoben haben. Ob diese aber sich in der Ontogenie noch abspielen oder durch die Cänogenese verschleiert werden, wissen wir heute nicht. SEMPER giebt bloß an, dass im Alter durch Vermehrung der Glomeruli deren Zahl zunimmt, doch verlässliche Daten existiren hierüber meines Wissens nicht.

Das Ergebnis vorliegender Untersuchung ist, dass die Vermehrung der Glomeruli, ihrer Innentrichter und Cölo-kapseln nicht willkürlich, sondern nach ganz bestimmten Gesetzen erfolgt, und dass jedes Segmentalorgan eine ganz bestimmte Zahl solcher aus sich hervorgehen lässt. Durch die Vermehrung entstehen jedes Mal sechs Einheiten. Dadurch wird aber die segmentweise Anordnung noch nicht gestört, sondern diese sechs Urniereneneinheiten halten zusammen, wodurch die sekundäre Segmentation entsteht. Diese erhält sich selbst dann, wenn es zu weiterer Vermehrung von Glomeruli etc. gelangt und im Selachiermetanephros, in dem sich je vier sekundäre Urnierensegmente zusammenthun, erzeugt, wohl durch Sprossung, jeder Glomerulus und Zubehör, so weit es die Räumlichkeit gestattet, noch je vier Einheiten.

Daraus können wir wohl folgern, dass auch bei der weiteren Entwicklung der Urniere der Selachier ein gleicher, gesetzmäßiger Vorgang obwaltete. Dieser Vorgang ist aber in den Urnieren jüngerer Formen nur noch andeutungsweise (*Mustelus*) oder gar nicht mehr (*Rajides*) anzutreffen.

Eine ähnliche sekundäre Metamerie, aber wohl in schon etwas veränderter Form, ist auch unter den Gymnophionen noch anzutreffen. So gliedert sich nach SPENGLER die sehr lange, doch schmale Urniere bei *Syphonops* in, mit der Wirbelzahl korrespondirende segmentale Anschwellungen, deren Zahl bei *Syphonops annulatus* 66 beträgt und die bei jüngeren Thieren sehr deutlich sein sollen. Diese Segmente

enthalten sehr viele MALPIGHI'sche Körperchen (Glomerulus, Cölo-kapsel und Innentrichter), doch ist für die Mehrzahl der Nephrostomen mit Sicherheit eine Verbindung mit MALPIGHI'schen Körperchen beobachtet worden. Im vorderen, also proximalen Abschnitt der Niere konnte SPENGEL bei ganz jungen Exemplaren von *Siphonops mexicanus* auch das Vorhandensein nur eines MALPIGHI'schen Körperchens in jedem Segmente feststellen. Es gelangte also in jenen Segmenten noch nicht zu weiterer Vermehrung der MALPIGHI'schen Körperchen, jene waren primär.

Auch bei *Acanthias* ist ja das zweite Segment der Urniere noch ein primäres, denn es besitzt bloß ein MALPIGHI'sches Körperchen und aus all dem lässt sich wohl schließen, dass die vor diesem Segment der Rückbildung erlegenen Segmente primäre waren. Nicht zu verwechseln hiermit wären freilich die proximal sich rückbildenden Urnierentheile der jüngeren Haie und Rochen, die vorher selbst die sekundäre Segmentation überschritten haben.

Ein Unterschied zwischen dem Verhalten bei *Acanthias* und *Siphonops* wäre darin gegeben, dass die sekundären Urnierensegmente des *Amphibiums* in Folge der großen Zahl der MALPIGHI'schen Körperchen schon ein vorgeschrittenes Stadium darstellen. Der Neigung bei den Amphibien, die Trichter lange zu erhalten, ist ferner zuzuschreiben, dass trotz geringeren phyletischen Alters der *Coeccilien* *Acanthias* gegenüber, die Trichter in den sekundären Segmenten alle oder doch die meisten sich gut erhielten, während bei *Acanthias* sie sich bis auf einen rückbildeten. Bei *Ichthyophis* tritt bereits die sekundäre Segmentation nach den Angaben SEMON's nicht mehr auf, sie wird, wie ich meine, übersprungen, und es zeigt sich die Cänogenese thätig. Immerhin wird durch die successive Vermehrung der Segmentalorgane noch an primäre Vorgänge erinnert. Bei den beiden anderen Abtheilungen der Amphibien geht aber die Cänogenese so weit, dass sämtliche Segmentalorgane, als da sind die primären, sekundären und möglicherweise tertiären, gleichzeitig auftreten und auf diese Weise eine primäre Segmentation, mit einziger Ausnahme von *Spelerpes variegatus* nach SPENGEL, nie auftritt. Es nehmen bei *Salamandra maculosa* nach den Erfahrungen M. FÜRBRINGER's (6, pag. 20) in den einzelnen Urnierenabschnitten die Urnierenkanälchen und entsprechende MALPIGHI'sche Körper, nach distalwärts an Zahl zu, wobei die höchste Zahl 6 ist. Eine wohl nicht zufällige Übereinstimmung dieser Zahl mit jener bei *Acanthias*. Das gleichzeitige Auftreten aller Segmentalorgane, der primären wie sekundären etc.,

und die dadurch bedingte Verwischung der primären Segmentation der Urniere bei Urodelen und Anuren, ist somit durchaus nicht so schwer erklärlich, wie dieses SEMON meint, und lässt sich einfach auf Cänogenie zurückführen; es wird bei diesen Überresten der einstens großen Wirbelthierabtheilung die primäre und sekundäre Metamerie der Urniere übersprungen. Übersprungen wird die sekundäre Metamerie aber bereits bei Ichthyophis unter den Gymnophionen, so dass die größere Cänogenese bei den zwei anderen Abtheilungen hierdurch eingeleitet wird.

Wie ich schon angeführt habe, ist AICHEL der Meinung, dass die Suprarenalia der Selachier sich aus Trichtergängen herausbildeten. Sollte sich diese Beobachtung bestätigen, so würden die Suprarenalia auf die rückgebildeten Trichter und Trichtergänge der fünf Segmental-körper in jedem sekundären Urnierensegmente zurückzuführen, die übrigen von mir beschriebenen Rückbildungen in den sekundären Urnierensegmenten aber auf aufgegebene Nierenschläuche beziehbar sein. Dabei würden die MALPIGHI'schen Körperchen ähnlich wie im Metanephros mit einem Theil ihrer erhaltenen Gänge mit Gängen benachbarter ähnlicher Körperchen verschmelzen, wie dies auf der Textfigur 1 vermerkt wurde. Sind aber die Suprarenalia mit der Rückbildung von Trichtern und ihrer Gänge nicht in Beziehung zu bringen, dann muss an die Rückbildung jedes zweiten primären oder sekundären Urnierensegmentes gedacht werden<sup>1</sup>, was auch gleichbedeutend mit der Verschmelzung zweier primärer Myomeren wäre.

Für die Rückbildungen in der Urniere ist wohl das Vorwärtsrücken der Myomerenreihe verantwortlich zu machen.

Jene Myomeren echter Urwirbel, die den Segmenten des Pronephros entsprachen, sind wohl mit dem Zusammenrücken des primären (amphioxusartigen) Kiemenkorbes nach vorwärts gerückt<sup>2</sup> und sie

<sup>1</sup> Hiergegen scheint das Verhalten der sympathischen Ganglienknotten zu sprechen. Diese sind bei Acanthias segmental angeordnet und auch die Ontogenie tritt für ein solches Verhalten ein. Wenn nun die Suprarenalia eingegangenen Zwischensegmenten entsprächen, so müsste eigentlich eine doppelte Zahl von Ganglien vorhanden sein. Dem gegenüber ließe sich aber vielleicht einwenden, dass die sympathischen Ganglienknotten von Acanthias durch Verschmelzung zweier solcher entstanden sein könnten, worauf das proximale Ende der Kette hinwies.

<sup>2</sup> Die RÜCKERT-SEMON'sche Annahme, die Vorniere hätte sich entlang des ganzen Craniotenkörpers bis zur Kloake erstreckt, ist heute wohl als ein überwundener Standpunkt zu bezeichnen. Ein Fortschritt ist es allenfalls, dafür

sind es wohl, die bei den Myxinoiden nach PRICE an Zahl 180, an den Kopftheil des Thieres sich schiebend, zum Theil sich rückbildeten, zum Theil ventralwärts rückend als viscerele Muskulatur sich erhielten. Der Pronephros macht aber diesen Schub nicht mit, er wird im Perikard zusammengeschoben zurückgehalten und verkümmert dort. Die sehr große Zahl seiner Außentrichter spricht dafür, dass eine große Zahl von Segmenten, entsprechend den Myomeren, vorhanden war. Dieser Schub betrifft aber die Urniere nicht, denn sie war wohl zu jener Periode in der Bildung begriffen durch Abspaltung im SEMON'schen Sinne aus dem Pronephros. Der Vorschub hört aber mit jenen Segmenten nicht auf, sondern, wie bekannt, ist es in der Occipitalgegend in vollem Gange und wie FÜRBRINGER (5) festgestellt hat, ist die Kiemenmuskulatur nicht mehr ausschließlich visceral, sondern es befinden sich schon bei niederen Formen der Gnathostomen spinale Muskeln sowohl oberhalb wie unterhalb des Kiemenkorbes. Dieser Vorschub und noch jene große Zahl von Ursegmenten, die für die Muskulatur des primären Schultergürtels verbraucht wurden, kann nur die Ursache von den Veränderungen in der Urniere, in erster Linie für die Rückbildungen bei *Acanthias* gewesen sein. Von den ventralen Muskelsegmenten des *Ceratodus* hat ja unlängst BRAUS (4, pag. 169) den Nachweis dafür erbracht, dass sie nur eine primäre Segmentation vortäuschen, in Wirklichkeit aber die ursprüngliche Metamerie des Muskelsystems durch eine neue ersetzt ist<sup>1</sup>. Auch scheint jener mehrfach gemachte ontogenetische Befund, dass die Myotome Knospen treiben, die später schwinden, mit Veränderungen der Myotome zusammenzubängen und zwar im Sinne der Verminderung.

Bei den Rochen, bei denen ja eine große Zahl sekundärer Muskelsegmente in die Muskulatur der Brustflosse, beziehungsweise auch in das elektrische Organ aufgegangen ist, hat dies wohl die große Konzentration der Urniere veranlasst. Einem gleichen, doch

---

den Beweis erbracht zu haben, dass die Urnierenkanälchen eine »zweite vervollkommnete Generation der Vornierenkanälchen, welche in dem ausführenden Theil der ersten Generation einen fertigen Exkretionskanal vorfinden«, sind (12). Denn dadurch ist die BOVERI'sche Ableitung der Segmentalorgane aus den Genitalkammern des *Amphioxus* widerlegt. Es hieße aber zu weit gehen, falls man die Ursache zur Rückbildung der Vorniere im Nierensystem selbst suchen wollte, wie dies SEMON (l. c. pag. 166) that.

<sup>1</sup> BRAUS nennt diese Metameren Pseudometameren, im Gegensatz zu den eigentlichen Myotomen.



in größerem Maßstabe gehaltenen Process ist auch die völlige Rückbildung der Urniere bis auf ihren distalsten, bereits bei *Acanthias* stark entfalteten Theil bei Amnioten, den Metanephros, zuzuschreiben. Denn nach dem heutigen Standpunkte der Morphologie ist das Verhalten des Nierenorgans — wobei Vor-, Mittel- und Hinterniere nur gewisse Zeitabschnitte in der phyletischen Entwicklung der Chordonier darstellen — von der allgemeinen Entwicklung des gesammten Körpers nicht zu trennen.

Heidelberg, Ende Februar 1901.

### Litteraturverzeichnis.

- 1) O. AICHEL, Vergleichende Entwicklungsgeschichte und Stammesgeschichte der Nebennieren. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. LVI. 1900.
- 2) F. M. BALFOUR, A Monograph of the development of Elasmobranch fishes. London 1878.
- 3) — Handbuch der vergleichenden Embryologie. Übersetzt von B. VETTER. Jena 1881. Bd. II.
- 4) H. BRAUS, Die Muskeln und Nerven der *Ceratodus*-flosse. Ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie der freien Gliedmaße bei niederen Fischen und zur Archipterygiumtheorie. Aus SEMON's Zoolog. Forschungsreisen in Australien und dem malay. Archipel. 1900.
- 5) M. FÜRBRINGER, Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Exkretionsorgane der Vertebraten. Morpholog. Jahrbuch. Bd. IV. 1878.
- 6) — Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschrift für GEGENBAUR. Bd. III. 1897.
- 7) W. FELIX, Beitr. zur Entwicklungsgeschichte der Salmoniden. Anatom. Hefte. Bd. VIII. 1897.
- 8) A. KOHN, Die Nebenniere der Selachier nebst Beiträgen zur Kenntnis der Morphologie der Wirbelthierniere im Allgemeinen. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. LIII. 1899.
- 9) FR. LEYDIG, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Rochen und Haie. Leipzig 1852.
- 10) G. C. PRICE, Zur Ontogenie der Myxinoiden (*Bdellostoma Stouti*, Lochington). Sitzungsberichte der math.-phys. Klasse der bayer. Akademie der Wissenschaften. Bd. XXVI. 1896.
- 11) C. RABL, Über die Entstehungsgeschichte des Urogenitalsystems der Selachier. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXIV. 1896.
- 12) J. RÜCKERT, Über die Entstehung der Exkretionsorgane bei Selachiern. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abtheilung. 1888.

- 13) R. SEMON, Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. Dargelegt an der Entwicklung dieses Organsystems bei *Ichthyophis glutinosus*. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. Bd. XXVI. 1891.
- 14) C. SEMPER, Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere. Arbeiten aus dem Zoolog.-zootom. Institut zu Würzburg. Bd. II. 1875.
- 15) J. W. SPENGEL, Das Urogenitalsystem der Amphibien. Ebendort. Bd. III. 1877.
- 16) W. F. R. WELDON, Of the suprarenal bodies of Vertebrata. Quarterly Journal of microscop. Science. Vol. XXX. 1885.
- 17) W. M. WHEELER, The Development of the Urogenital Organs of the Lamprey. Zoolog. Jahrb. Abtheilung für Anatomie und Ontogenie. Bd. XIII. 1900.
- 18) J. W. VAN WIJHE, Über die Entwicklung des Exkretionssystems und anderer Organe bei Selachiern. Anatom. Anzeiger. 1888.
- 19) — Über die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Exkretionssystems bei Selachiern. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXIII. 1889.
- 20) H. E. ZIEGLER, Die Entstehung des Blutes bei Knochenfisch-Embryonen. Ebendort. Bd. XXX. 1887.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XV und XVI.

#### Allgemeine Bezeichnungen.

(Diese beziehen sich auch auf die Textfiguren.)

|   |   |
|---|---|
| <i>n</i> Urniere,   | <i>irk</i> Interrenalkörper,                |
| <i>mg</i> MÜLLER'scher Gang,                              | <i>srk</i> Suprarenalkörper,                |
| <i>sug</i> sekundärer Urnierengang (WOLFF'scher Gang),    | <i>sg</i> Sympathicusganglion,              |
| <i>tr</i> Peritonealtrichter,                             | <i>sns</i> sekundäres Urnierensegment,      |
| <i>trg</i> dessen Gang,                                   | <i>vn</i> } dessen ventraler und dorsaler   |
| <i>gl</i> Glomerulus,                                     | <i>dn</i> }                      Abschnitt, |
| <i>it</i> Innentrichter,                                  | <i>sns'</i> tertiäres Urnierensegment,      |
| <i>I.ga</i> }   | <i>ao</i> Aorta descendens,                 |
| <i>II.ga</i> }  | <i>v.ir</i> Interrenalvene,                 |
| <i>III.ga</i> }   | <i>v.cp</i> Vena cardinalis posterior,      |
| <i>IV.ga</i> }  | <i>tt</i> Hoden,                            |
| <i>V.ga</i> }   | <i>ch</i> Chorda dorsalis,                  |
| <i>p</i> Knäuel des dritten Segmentalschlauchabschnittes, | <i>r</i> Rippen.                            |

## Tafel XV.

- Fig. 1. Ein Stück der beiden Urnieren von einem 9 cm langen weiblichen Embryo. Nach erfolgter Aufhellung betrachtet mit Lupenvergrößerung.
- Fig. 2. Das obere Ende der linken Urniere eines jungen männlichen *Acanthias* mit dem gleichseitigen Hoden. Präparat und Vergr. wie zuvor.
- Fig. 3. Ein Stück von einem Sagittalschnitt der Urniere eines jungen männlichen Thieres aus der Gegend des vierten sekundären Segmentes, einen Interrenalkörper und das aufliegende sympathische Ganglion vorstellend. Vergr. 4/6 REICHERT.
- Fig. 4. Ein Stück aus einem Querschnitte des Interrenalkörpers von einem 9 cm langen weiblichen Embryo. Vergr. wie zuvor.
- Fig. 5. Querschnitt durch das vordere Drittel der rechten Urniere von einem 9 cm langen Embryo. Vergr. 3/4 REICHERT.
- Fig. 6. Querschnitt durch die Mitte der rechten Urniere desselben Embryos. Vergr. wie zuvor.
- Fig. 7. Aus einem Querschnitt der Urniere eines jungen männlichen Thieres. Vergr. 2/8 REICHERT.
- Fig. 8. Aus einem Längsschnitt des WOLFF'schen Ganges. Vergr. 2/8 REICHERT.
- Fig. 9. Aus einem Querschnitt der Urniere eines jungen männlichen Thieres, den vierten Abschnitt des Segmentalschlauches in der Mitte der Exkretionsthätigkeit darstellend. Vergr. 3/8 REICHERT.
- Fig. 10. Subnucleolarer Querschnitt einer Zelle des dritten Abschnittes des Segmentalschlauches. Vergr. 2/1 Imm. REICHERT.

## Tafel XVI.

- Fig. 11. Querschnitt durch das zweite Metanephrossegment eines 9 cm langen weiblichen Embryos. Vergr. 4/6 REICHERT.
- Fig. 12. Aus einem Querschnitt der Urniere desselben Embryo. Vergr. 2/8 REICHERT.
- Fig. 13. Aus einem gleichen Querschnitt, rudimentäre Drüsenzellen darstellend. Vergr. wie zuvor.
- Fig. 14. Querschnitt. Glomerulus mit Innentrichter von einem jungen männlichen Thiere. Vergr. 3/6 REICHERT.
- Fig. 15. Von einem Querschnitt eines jungen männlichen Thieres, einen Abschnitt des vierten Segmentalschlauchabschnittes darstellend. Vergr. 3/8 REICHERT.
- Fig. 16. Horizontaler Schnitt durch den ventralen Abschnitt der Urniere eines 9 cm langen weiblichen Embryo. Vergr. 3/6 REICHERT.
- Fig. 17. Aus einem Horizontalschnitt eines jungen männlichen Embryo. Vergr. 3/6 REICHERT.
-

# The Smooth Facial Muscles of Anura and Salamandrina,

a Contribution to the Anatomy and Physiology of the Respiratory Mechanism of the Amphibians.

By

**Henry L. Bruner,**

Ph. D.

---

*Butler College, Indianapolis, Indiana.*

---

With plates XVII and XVIII.

---

## Introduction.

I have already published a brief notice (9) of the discovery in certain Anura of rudimentary nasal muscles homologous with those previously described by me in the Salamandrina<sup>1</sup>. My chief aim in the following pages is to present a description of these muscles of the Anura. In order to determine their homology, however, I have been compelled to make a new and more exhaustive study of the nasal region of the Salamandrina, as a result of which I am able to supplement, in some respects, my previous description of the nasal muscles of the latter group. Another result, also incidental to the original inquiry, was the discovery in Anura of a muscle which assists in closing the mouth. Since this muscle and the nasal muscles above referred to, all belong to the respiratory mechanism, their discovery leads to a review of the structure and function of those parts of this mechanism which are concerned in opening and closing the mouth and external nares. As an introduction to this description,

---

<sup>1</sup> Salamandrina = Myctodera.



it seems also desirable to recall the general characteristics of the respiration of the lungbearing Amphibia.

The investigation which has furnished the basis of the present paper was begun in the Anatomical Institute of Professor WIEDERSHEIM, whose esteemed counsel during my stay in Freiburg it gives me pleasure to acknowledge here.

### I. The Respiratory Mechanism of Amphibians with Lungs.

In the absence of ribs and diaphragm, both Anura and Salamandrina are unable to inflate the lungs by an active enlargement of the thorax. In place of the thoracic suction-pump of higher vertebrates we find, accordingly, in amphibians a bucco-pharyngeal force-pump, by means of which the air is forced into the lungs by contraction of the bucco-pharyngeal muscles. These movements of inspiration, which occur at somewhat irregular intervals, are immediately preceded by expiration, which begins with the opening of the aditus laryngis and is completed by the contraction of the abdominal muscles, by which the air from the lungs is forced into the bucco-pharynx. From this chamber a part of the air passes out through the nose, but a part also remains to mix with air already in the mouth before expiration began. Immediately after expiration is ended and while the aditus laryngis is still open, occurs inspiration, which is inaugurated by the closing of mouth and external nares, and completed by the contraction of the bucco-pharyngeal muscles and the closing of the aditus laryngis. Thus the mixed air found in the mouth at the close of expiration is forced into the lungs and retained until the next expiration begins. In the intervals between these proper respiratory movements occur somewhat regular oscillations of the floor of the mouth and pharynx, during which the external nares remain open. These bucco-pharyngeal movements serve a double purpose. The frequent changes of air tend to remove the expired air which might have remained in the bucco-pharynx after inspiration, and thus preparation is made for the next inspiration which immediately follows an ordinary inflation of the bucco-pharynx. Secondly, the ventilation of the bucco-pharynx has in itself a respiratory significance, for it facilitates the purification of the blood in the capillaries of the oral and pharyngeal mucous membrane. The effectiveness of this mode of respiration is greatly increased, as shown by MAURER (35) and BETHGE (3), by the vascularization of

the epithelium, although its value, as estimated by MARCACCI (32) and CAMERANO (10), seems to have been over-estimated<sup>1</sup>.

The literature of this subject has already been reviewed by others and does not need special attention here. A summary of results is presented by GAUPP (20) and more detailed accounts may be found in the works of MARTIN (33), BERT (1) and HEINEMANN (24).

## II. The Mechanism for Closing the External Nares in the Salamandrina.

From the above description it is evident that the secure closing of the mouth and nares is a necessary condition to inspiration in the lung-bearing amphibians. In the salamanders these two functions are assigned to entirely different mechanisms. The jaws with their solid bony framework and their cushion-like lips (compare Figs. 1 to 6, Pl. XVII) are simply pressed together by the masticatory muscles (masseter, temporalis and, in some species, a pterygoideus), a description of which will be unnecessary. The external nares of the salamander are opened and closed by a special muscle apparatus, which must now receive attention. Preparatory to this description, however, and as a basis for future comparison, I must review some features of the anatomy of the nasal region of the Salamandrina.

### 1. General Anatomy of the Nasal Region of the Salamandrina.

The general anatomy of the nasal region of the Salamandrina is well known through the work of PARKER (37 and 38), WIEDERSHEIM (53), BORN (4), SEYDEL (45), and others. In the following sketch are contained only those facts which have a special bearing on the present investigation. All points have been verified on *Triton alpestris* Laur., which I shall use as a type of the entire group. For comparison see Figs. 1 to 7, Pl. XVII, taken from *Salamandra maculosa*, *Desmognathus fusca* and *Amblystoma tigrinum*.

The two nasal cavities of *Triton alpestris* are enclosed each in a cartilaginous capsule, which is strengthened and supplemented by the superimposed bones. In the walls of each capsule are four large fenestrae (see diagram, Fig. 7, Pl. XVII): in the roof a fenestra dorsalis; in the floor a fenestra ventralis, which contains the internal

<sup>1</sup> More recently the bucco-pharyngeal respiration of the lungless salamanders has been studied also by ANNE IDE BARROWS (*Anatom. Anzeiger*. Bd. XVIII. 1900) and H. H. WILDER (*American Naturalist*. Vol. XXXV. 1901).

naris; in the posterior portion of the lateral wall a small fenestra lateralis; and anterior to the last a fenestra rostro-lateralis<sup>1</sup>, which contains in its rostral end the external naris, in its posterior end the anterior opening of the ductus naso-lacrymalis. Between the fenestra rostro-lateralis and the fenestra dorsalis lies an oblique blade of cartilage (cartilago obliqua, *C.o.*, Fig. 7), which springs from the anterior part of the roof of the nasal capsule and terminates laterally in a cartilage plate, the planum terminale (*P.t.*) of the cartilago obliqua. In a ventral direction this plate is connected with the floor of the nasal capsule by a narrow bridge, which separates the fenestra rostro-lateralis from the fenestra lateralis. Caudalward the planum terminale extends to the posterior wall of the nasal capsule and thereby separates the fenestra lateralis and the fenestra dorsalis.

The relation of the overlying skull bones to this cartilaginous capsule may be briefly stated as follows: The fenestra ventralis is closed excepting at the internal naris, by the vomer and palatine process of the intermaxillare. The fenestra dorsalis is covered caudally by the frontale, rostrally by the nasale; the fenestra lateralis is overlaid by the facial process of the maxillare, which also extends forward and covers the posterior part of the fenestra rostro-lateralis. Between frontale and nasale on one hand and the facial process of the maxillare lies the prefrontale (fronto-lacrymale, lacrymale of authors), which is perforated for the passage of the ductus naso-lacrymalis (compare Fig. 3, Pl. XVII). The facial portion of the maxillare stops a short distance behind the external naris, which is therefore bounded posteriorly by soft tissues only. This uncovered portion of the fenestra rostro-lateralis, including the external naris, is the apertura naris cranialis externa of my earlier paper (7) on the nasal muscles of the Salamandrina.

Each of the two nasal sacks of Triton is an undivided chamber which shows in cross section a larger medial olfactory portion (*N.*) and a lateral respiratory portion or cavum maxillare (*C.mx.*). These two portions are separated in the roof of the nasal cavity by a broad longitudinal thickening of the nasal wall, which extends from the external naris to the anterior end of the planum terminale, where it ends medial from the opening of the ductus naso-lacrymalis (see Figs. 2 and 6, Pl. XVII). This thickening (»Bindegewebswulst« of BORN [4], RIESE [41] and SEYDEL [45]) lies for the most part within the

<sup>1</sup> The fenestra rostro-lateralis is the fenestra »rostralis« of my preliminary notice in: *Anatom. Anzeiger*. Bd. XV. 1899.

limits of the fenestra rostro-lateralis and is caused by the muscles for opening and closing the external naris (compare Figs. 1, 2, 3, 4 and 6, Pl. XVII). Within the muscle thickening lie the tubules of the glandula nasalis externa, whose relation to the nasal muscles will be considered later. The caudal part of the muscle thickening, together with the gland, is covered by the facial portion of the maxillare.

From the caudal end of the nasal muscle thickening, a slight prominence, representing the turbinal of WIEDERSHEIM (53) and BORN (5), extends to the posterior wall of the nasal cavity. The turbinal is supported by the planum terminale, which is slightly bent into the nasal cavity (compare Figs. 3 and 5, Pl. XVII). In certain species (*Plethodon erythronotus*, *Amblystoma tigrinum*, *Desmognathus fusca*) this turbinal is strongly developed, and its anterior end is supported by a small bone, the intranasale, which lies in the caudal end of the fenestra rostro-lateralis (see Figs. 4 and 6, Pl. XVII). In *Plethodon* the intranasale has a simple tabular form and its caudal margin lies in close contact with the edge of the planum terminale, excepting where it is excavated to provide a passage for the ductus naso-lacrymalis. In *Amblystoma* occurs a similar, but much deeper, excavation and the intranasale, which is large in this species, is thereby divided into two arms, one of which lies above and medial, the other below and lateral, from the ductus naso-lacrymalis. The dorsal arm of the lacrymale lies in contact with the cartilago obliqua, the ventral arm rests on the floor of the cartilaginous nasal capsule.

The ductus naso-lacrymalis, which has been frequently mentioned above, discharges into the nasal cavity through the caudal end of the fenestra rostro-lateralis. From its opening it bends around the anterior margin of the planum terminale and extends caudalward, first between the planum terminale and the facial process of the maxillare (compare Fig. 3, Pl. XVII), then through the prefrontale (see Fig. 3, Pl. XVII), on whose outer surface it emerges (Fig. 5, Pl. XVII) and divides into two branches which open on the inner surface of the lower eyelid.

## 2. The Nasal Muscles.

The muscle apparatus for closing and opening the external nares of the salamanders consists in certain genera (*Salamandrina*, *Spelerpes*, *Diemyctylus*) of two muscles only: a constrictor naris and a dilatator naris. In other genera (*Salamandra*, *Plethodon*,



Desmognathus, Triton, Amblystoma) a second dilatator (dilatator naris accessorius) also occurs.

In my original description (7) of the nasal muscles of the salamanders, these muscles were considered as related to the apertura naris cranialis externa, and the cartilaginous nasal skeleton did not receive detailed attention. For the purposes of the present paper, greater emphasis is here given to the cartilaginous parts and the nasal muscles are oriented with reference to the fenestra rostro-lateralis. The relation of these muscles to the skeleton and nasal opening in Triton alpestris is the following (compare Fig. 7, Pl. XVII): The semi-circular constrictor naris lies in the anterior portion of the fenestra rostro-lateralis and surrounds the posterior half of the nasal opening. The medial insertion of the muscle is the margin of the cartilago obliqua, its lateral end inserts in part on the nasal capsule, in part on the inner surface of the facial process of the maxillare. The dilatator naris arises inside the nasal cavity from the anterior end of the planum terminale (turbinal cartilage) and medial from the anterior end of the lacrymal duct (*M.d.n.*, Fig. 2, Pl. XVII). This muscle extends forward beneath the constrictor naris, ascends then toward the outer surface and inserts on the caudal margin of the nasal opening. The dilatator naris accessorius arises from the lateral margin of the fenestra rostro-lateralis and inserts on the caudo-lateral portion of the nasal opening.

As I have shown in another place (7) the attachment of the nasal muscles varies somewhat in different species of Salamandrina. As an addition to my former account, I will here mention the following details. In Salamandra atra Laur. the dilatator naris accessorius arises entirely outside the nasal cavity from the cartilage bridge which lies between the fenestra rostro-lateralis and the fenestra lateralis and connects the planum terminale with the floor of the nasal capsule. A similar relation we find in Plethodon and Desmognathus, in which, however, the dilatator naris accessorius arises also in part from the outer surface of the intranasale (see *M.d.n.a.*, Fig. 4, Pl. XVII). In Amblystoma tigrinum Green the intranasale is relatively large and the dilatator naris accessorius arises from its outer surface. Here the dilatator naris arises in part from the inner surface of the intranasale and partly further caudalward from the planum terminale.

A summary of literature in which reference is made to the

closing of the external nares in Salamandrina was given in my earlier paper on the nasal muscles of that group. As an addition to that summary the following extract from LEON VAILLANT's »Anatomie de la Sirene lacertines« (49) is of interest:

»L'abducteur de la mâchoire supérieure (Pl. VII, Fig. 1 : 24). La mâchoire supérieure n'est mobile que dans ses parties latérales, mais la lèvre épaisse et presque cornée qui la recouvre est mue par la même muscle. Ce sont quelques fibres situées sur les côtés du museau et entourant les narines; elles se rendent de la partie antérieure à un petit os que CUVIER croit représenter le maxillare supérieure et à la lèvre. La muscle porte ces parties en haut, c'est l'analogue du rostro-labial de DUGÈS.«

I have not made a personal examination of Siren; it would, however, be interesting to learn whether the muscle described by VAILLANT corresponds to one or more of the nasal muscles of Triton.

In this place I desire also to call attention to an extract from RIESE's (41) description of the nasal region of Tylotriton verrucosus. RIESE has characterized the »nasal turbinal« of this species as follows:

»Hinter der Nasenöffnung liegt ein medial vorspringender Wulst, mit niedrigem Epithel bekleidet. Diese Bildung nimmt die ganze Außenseite der Nase ein, und scheidet durch ihr Vorspringen ins Innere hinein einen unteren Nasengang von einem oberen ab. Sie ist einer Muschel analog, wie sie WIEDERSHEIM schon bei Plethodon nachweist, bei dem jedoch die Ähnlichkeit dieses Wulstes mit der Concha der über den Amphibien stehenden Thieren noch größer ist, indem derselbe durch eine nach innen vorspringende Ausschweifung der knorpeligen Nasenwand gestützt wird . . . . Zwischen Haut und dem vorderen Ende des Wulstes zeigen sich bei Tylotriton Drüsen-schläuche, die auch von BORN bei Triton cristatus erwähnt werden. . . . In den folgenden Schnitten wird der Bindegewebswulst an der lateralen Nasenwand allmählich niedriger, und in dem Verhältnis, wie er namentlich in seinem unteren Theil abnimmt, wächst das laterale Stück des Knorpelbodens unter rechtwinkliger Knickung nach oben aus, so dass auch die Seitenwand der Nasenkapsel zum Theil durch Knorpel gebildet wird. Ehe derselbe jedoch die Muschelbildung ganz erreicht hat, mündet im unteren Winkel derselben der Thränengang ein, der ihr dicht anliegt und vom Oberkiefer durch Bindegewebsfasern getrennt ist. Nachher verschwindet der Muschelwulst ganz.«

Now it is evident from this description, that the so-called turbinal

(Muschel, Muschelwulst, Bindegewebswulst) of *Tylototriton* corresponds exactly in position to the nasal muscle thickening of *Triton alpestris*, which I have described on a previous page. Indeed an examination of RIESE's figures 4 and 9 shows conclusively that the nasal muscle thickening of *Tylototriton* has been described as a turbinal. Figure 9 is a cross section through the caudal part of the dilatator naris, close behind the opening of the lacrymal duct, while Figure 4, also a transverse section, passes anterior to the duct and includes both the dilatator naris and the constrictor naris.

If however the thickening which RIESE has observed behind the nasal opening of *Tylototriton* is to be accounted for by the presence of the nasal muscles, then we might hesitate, for this reason alone, to accept RIESE's conclusion that the thickening in question represents a turbinal. But as a matter of fact the turbinal of the *Salamandrina*, as described by WIEDERSHEIM, lies farther caudalward in the region of the planum terminale, where also it is located by BORN. WIEDERSHEIM states distinctly that the turbinal prominence of *Plethodon* has a cartilaginous support (*Morph. Jahrb.* III. 1877. page 480), and my figure 5, Pl. XVII, which shows a section through the planum terminale of *Desmognathus fusca*, is almost an exact reproduction of WIEDERSHEIM's figure of *Plethodon glutinosus* as given in his text-books (*Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere.* III. Aufl., Fig. 220). BORN's description of the turbinal of *Triton cristatus* is quite in line with the above. After giving an account of the turbinal of higher lizards, he says: »Wenn wir Andeutungen davon bei den Amphibien finden wollen, müssen wir die Eigenschaften herausuchen, die die am niedrigsten entwickelte Muschel bei den Sauriern zeigt; dort ist sie ein ganz flacher Wulst an der Seitenwand, in den eine entsprechend flache Einbiegung der Knorpelwand, die die seitliche Nasendrüse enthält, eintritt, an der oberen Seite mit Riechepithel bekleidet und über der Kieferhöhle und über der vorderen Einmündung des Thränenkanals gelegen. Ein flacher Wulst mit den angegebenen Eigenschaften findet sich schon bei beiden Amphibienfamilien angedeutet. Es entspricht demselben die von außen eingebogene Knorpelplatte *p* in Fig. 6 und Fig. 3 meiner Amphibienarbeit. . . . Der Thränenkanal mündet bei den Tritonen gerade am Anfang der Kieferhöhle unter Beginn jenes Wulstes ein« (*Morph. Jahrb.* V. page 136).

Inasmuch as the »eingebogene Knorpelplatte« of the above description is the planum terminale, it is clear that BORN agrees

entirely with WIEDERSHEIM in regard to the location of the nasal turbinal. In view of this fact and of the results of my own study, I conclude that the turbinal of the Salamandrina, is to be found only in the region of the planum terminale, which forms a prominence on the wall of the nasal cavity, sometimes by bending inward (*Triton cristatus*, *Salamandra atra*), sometimes by a mere thickening of the cartilage (*Plethodon*, *Desmognathus*). In some cases, however (*Salamandrina perspicillata*), a real prominence is barely or not at all recognizable, although the general structure of the nasal wall is otherwise the same as in other Salamandrina. It follows from the above that the nasal muscle thickening of the salamander can not represent the turbinal, which, in fact, begins at the caudal end of the muscle thickening and extends in a posterior direction.

### 3. The nasal Muscles and the Glandula nasalis externa.

The glandula nasalis externa of the Salamandrina has been frequently observed, but was first accurately described by SEYDEL (45), who located its opening upon the posterior margin of the apertura naris externa. The position of the gland in the nasal muscle thickening has been already referred to (see Fig. 1, Pl. XVII). There arises, however, the question, whether the close relation between the nasal muscles and gland is of functional importance. The point of discharge of the gland shows that the secretion is intended for the nasal opening and its immediate vicinity; moreover, a moist condition of the margins of the nasal aperture must be of considerable importance in facilitating the secure closing of the opening, and it would be especially advantageous if the moistening of the naris should occur just at the moment of closing. We are led, therefore, to the consideration of the question, whether the contraction of the nasal muscles is able to influence in any way the discharge of the glandular secretion. To solve the problem we must study somewhat accurately the relation existing between the nasal muscles and the gland. For this purpose I shall employ

1) *Triton alpestris*. In this species the glandula nasalis externa lies chiefly within the bounds of the fenestra rostro-lateralis; only a few tubules extend farther caudalward and terminate near the ductus naso-lacrymalis, between the planum terminale and the facial process of the maxillare. In the posterior and lateral parts of the fenestra



rostro-lateralis the tubules of the gland lie between the nasal muscles and the above-mentioned process of the maxillare. At the rostral margin of the maxillare the medial tubules of the gland unite to form a common duct which extends forward between the skin and the constrictor naris and opens on the caudo-medial portion of the nasal opening. The lateral portion of the gland consists of a few tubules only, which extend forward between the maxillare and the constrictor naris toward the nasal opening, on whose caudo-lateral margin they terminate.

2) In *Salamandra maculosa* we find relations which differ from those just described chiefly in the more lateral position of the glandula nasalis externa, which lies for the most part in the angle between the two dilatator muscles (Fig. 1, Pl. XVII). In the specimens examined the discharge of secretion occurred only at the caudo-medial angle of the nasal opening.

From a careful consideration of the above conditions, it may be safely assumed that the simple forward and backward movement of the caudal lip of the nasal opening must produce a variation in pressure upon the tubules of the external nasal gland. On account of the relation of the gland to the constrictor naris, it is evident that the pressure upon the anterior portion of the gland will reach its maximum with the contraction of that muscle; the posterior part of the gland, however, and particularly that portion which is covered by the facial process of the maxillare, will be under maximum pressure during the contraction of the two dilatator muscles. At the time of opening the naris, therefore, the fluid contents of the posterior part of the gland would be pushed forward. The contraction of the constrictor naris, on the other hand, produces an increase of pressure in the immediate neighborhood of the nasal opening, whereby the secretion contained in the anterior portion of the gland will be pressed out upon the margin of the nasal opening.

3) *Amblystoma tigrinum*. The relation of the glandula nasalis externa to the nasal muscles in this species deserves particular attention. In the specimen examined the gland consisted of about fifteen tubules, whose caudal portions lay between the two dilatator muscles and the skin. Anteriorly, some of the lateral tubules of the gland discharge under the lateral end of the constrictor naris, close to the angle between the last named muscle and the dilatator naris accessorius. Other tubules, however, including the majority, take a direction toward the middle of the constrictor naris, through which

they bore their way and finally reach the caudal margin of the nasal opening, where they discharge singly. The significance of this peculiar condition is evident. The contraction of the constrictor naris will produce compression of the medial tubules of the gland and cause a discharge of their secretion upon the margin of the nasal opening. This result is made certain by the fact that the portion of the constrictor naris which is penetrated by the glandular tubules is composed of a network of crossing fibers. The effect of their contraction is thus much intensified.

In *Amblystoma*, also, a forward movement of the glandular secretion in the posterior part of the gland will probably follow the contraction of the two dilatator muscles. In this species, however, the effect of such contraction upon the contents of the tubules will be less marked on account of the absence of a bony roof in the posterior part of the fenestra rostro-lateralis. These less favorable conditions are counter-balanced, however, by the relations existing between the glandula nasalis externa and the constrictor naris in the immediate neighborhood of the nasal opening.

From the preceding investigation, then, the following conclusion may be drawn: — In *Triton alpestris*, *Salamandra maculosa*, and *Amblystoma tigrinum* there exists between the nasal muscles and the glandula nasalis externa a functional adaption, by virtue of which the secretion which favors the secure closing of the nasal opening is discharged upon the margins of this opening by the contraction of the nasal muscles.

The glandula nasalis externa of the *Salamandrina* was probably observed first by WIEDERSHEIM (54), who also called attention to the rich glandular development in the nasal region of *Plethodon* and its allies. BORN (4) located the external nasal gland of *Triton* in a connective tissue thickening<sup>1</sup> (»Bindegewebswulst«) of the nasal wall and placed the opening of its duct somewhat doubtfully inside of the nasal cavity. BORN also described the external nasal gland of *Rana*, together with its duct. The homology of this gland with the external nasal gland of the salamander was recognized as very probable. RIESE (41) followed BORN in regard to the location of the external

---

<sup>1</sup> The identity of this connective tissue thickening with the nasal muscle thickening has already been shown.

nasal gland in a connective tissue thickening of the nasal wall. The tubules of the gland open, according to RIESE, on the lower angle of that thickening («Nasenmuschel» of RIESE) into the nasal cavity. SEYDEL (45) confirmed BORN's view in regard to the homology of the external nasal gland of *Anura* and *Salamandrina* by his discovery of the opening of the gland in the latter group, thus showing that the gland has a similar function in the two groups.

#### 4. The Development of the Nasal Muscles and of the *Glandula nasalis externa*.

1) *Triton*. The material used in the study of the development of the nasal muscles and gland consists of *Triton* larvae (probably *Triton alpestris*), which vary in length from eighteen and a half to thirty-one millimeters. I follow first the development of the *glandula nasalis externa*.

In the beginning it should be remarked that the nasal cavity of the larva of *Triton* possesses a relatively long introductory passage. From the caudal wall of this passage arises the nasal gland, whose development begins, according to my material, in a specimen twenty-two millimeters long. In this stage we find in the region named a short epidermal invagination, which later gives rise to the entire medial portion of the gland. In a specimen twenty-seven millimeters long this invagination is more elongated, and a second one has been added which belongs to the lateral part of the gland. A thirty-one millimeter *Triton* larva shows the medial portion of the gland to consist of four tubules and a common duct. These tubules, as well as the yet single lateral tubule, reach the caudal margin of the fenestra rostro-lateralis. In this stage the length of the introductory passage of the nose has been greatly reduced, whereby the openings of the gland are transferred to the proper margin of the nasal aperture of the adult.

The first indication of the nasal muscles I have observed in a *Triton* larva twenty-two millimeters in length. In this stage neither floor nor roof of the cartilaginous nasal capsule has reached the neighborhood of the external naris. In place of these, we find, above and below, a dense layer of connective tissue cells, which are continuous medially with the trabecula cranii. These connective tissue strata are yet surrounded by mesenchyme, which entirely envelopes the introductory passage and furnishes the material for

the formation of the muscle Anlage. Corresponding to this origin, this Anlage consists, in the stage under consideration, of stellate cells, which resemble the surrounding mesenchyme cells, but are to be distinguished from them by their crowding together, by their more rounded nuclei, and by their active division. This muscle Anlage lies against the posterior wall of the introductory passage of the nose, internal to the invagination of the *glandula nasalis externa*, whereby the position of the constrictor naris is clearly indicated. However, the separate nasal muscles are not yet distinguishable. Behind the muscle Anlage the lacrymal duct opens already into the nasal cavity.

In a Triton larva thirty-one millimeters long we find the above conditions wholly changed. From the now fully developed cartilaginous nasal capsule arise all three nasal muscles, of which the constrictor naris and dilatator naris are approaching a functional condition, and are composed chiefly of the usual smooth muscle cells. On the surface of the muscles, however, lie certain cells which have not yet completed their metamorphosis, and which still possess a number of slender processes derived from the stellate cells of the mesenchyme.

2) *Amblystoma tigrinum*. As WILDER (54) and SEYDEL (45) have reported, the nasal cavity of *Amblystoma tigrinum* is provided in the larval condition with a sort of vestibule which is wanting in the adult animal. This vestibule corresponds to the introductory passage of the Triton larva, but is distinguished from that passage by its oblique direction through the nasal wall, by reason of which it is bounded externally by a fold of skin, while its floor is the cartilaginous nasal capsule. The inner end of this vestibule leads through the anterior end of the fenestra rostro-lateralis into the nasal cavity and corresponds, therefore, to the external naris of the adult. At this point, then, we should expect to find the earliest indication of nasal muscles, which first appear in an eighty millimeter axolotl with fully developed gills. In this specimen occurs, behind the nasal opening, the Anlage of the constrictor naris, and farther lateral, the Anlage of the dilatator naris accessorius, which in this species is more strongly developed than the dilatator naris and therefore appears earlier than that muscle. These Anlagen consist in each case of a small mass of cells, whose size plainly indicates a young stage of muscle development; however, the condition of preservation of my material does not permit a detailed description of the cells composing these masses. In an axolotl one hundred and two milli-



meters long the constrictor naris and dilatator naris accessorius are functionally developed; here, however, as in the earlier stage, the dilatator naris is still wanting. This muscle was first observed as a weak rudiment in a specimen one hundred and fifty-six millimeters long.

The glandula nasalis externa of the axolotl is represented, in a specimen eighty millimeters long, by a single invagination, which extends caudalward between the Anlage of the constrictor naris and that of the dilatator naris accessorius. In the axolotl of one hundred and two millimeters there are two tubules present in the last mentioned region, and these have extended still farther caudalward in the specimen one hundred and fifty-six millimeters long. Beside the above there is, in the last mentioned specimen, a single tubule which penetrates the body of the constrictor naris.

From the above study of the development of the nasal muscles and gland we may sum up the following results: — 1) The smooth nasal muscles of Triton and Amblystoma arise in place from mesenchyme cells. 2) The glandula nasalis externa and the nasal muscles develop at an equal pace and become functionally mature at about the same time. 3) The time of maturity of the nasal muscles and gland probably precedes, by a short interval only, the beginning of adult life. The large size of Amblystoma when the nasal muscles and gland first appear is explained by the peculiar development of this species which attains an enormous size before entering the adult state.

### III. The Closing of the Mouth and External Nares in Anura.

It has been shown above that in the Salamandrina the closing of mouth and nares is controlled by wholly independent mechanisms; in Anura, on the contrary, the opening and closing of the external nares and the closing of the mouth are controlled by the lower jaw. The absence of special muscles for the immediate opening and closing of the nares of Rana has been shown by GAUPP (20 and 21), who has also given an excellent account of the mechanical arrangement which has supplanted the muscles. But GAUPP's work still leaves open the question, whether, after all, muscles homologous with those of the salamanders, but with a changed function, may not exist in the Anura. The question acquires additional interest from the fact, that, as I have elsewhere (8) stated, such muscles occur also in the Crocodilia.

The development of a mechanism to take the place of muscles in closing and opening the external nares in Anura has involved profound changes of structure in the entire rostral region, including the lower jaw, by which the mechanism is controlled. Curiously enough, however, the modification of the latter has much increased the difficulty of closing the mouth, to overcome which special adaptations are introduced. The nature of these modifications and their significance will now be considered, beginning with the closing of the mouth.

### 1. The mechanism for Closing the Mouth in Rana.

#### a. The Structure of the Jaws.

The lower jaw of Rana is distinguished from that of the salamander, first of all, by its rod-like form and an entire absence of teeth and lips (see Fig. 10, Pl. XVII). In Rana the surface which comes in contact with the upper jaw is overlaid by smooth epithelium which is directly continuous with that of the outer skin. The cutis of the lateral surface of the lower jaw is supplied with numerous glands similar to those of the skin. The bony support of the jaw includes, in each half, an angulare and a dentale, each of which incloses a remnant of MECKEL's cartilage. Anteriorly each dentale presents a short segment, pars mentalis of the dentale (*P.m.d.*, Fig. 10, Pl. XVII), which is articulated to the longer posterior portion by a free syndesmosis. In the median line the union of the two partes mentales is effected by MECKEL's cartilage, which here extends out of the bony sheath of the dentale and forms on each side a slight enlargement (*McK.*, Fig. 10), which is joined by means of connective tissue to its fellow of the opposite side. At the point of union of the two halves of the lower jaw there is formed in this manner a median tubercle (tuberculum praelinguale). Lateral from this tubercle lies on each side a depression (fossa praelingualis), corresponding to the short body of the pars mentalis. Still farther caudalward begins the posterior segment of the dentale with a slight prominence. A cross section of the dentale has the form of an ellipse, the dorsal end of whose major axis is inclined somewhat toward the middle line. The ventral end of this axis is therefore directed toward the upper lip, which, by reason of its inward curvature, closely embraces the lower jaw at this point. Along this lateral surface of the dentale occur the glands already mentioned.

A perfect counterpart of the structure just described we find in the configuration of the upper jaw, whose surface is deeply grooved for the reception of the lower jaw. The roof of this groove (sulcus marginalis) is formed by the palatine processes of the maxillaria and intermaxillaria; its outer wall, by their dentary processes, which bear the teeth and are covered by the soft overhanging lip; its inner boundary, by a membranous fold which separates it from the oral cavity. The sulcus marginalis extends around the entire margin of the upper jaw, deepening gradually from the angle of the mouth toward the rostrum, where it presents in the middle line a pit-like depression, the fossa subrostralis media (Fig. 10, Pl. XVII), which serves for the reception of the tuberculum praelinguale. On each side of the fossa is a cushion like elevation, pulvinar subrostrale (*P.s.*), which is richly glandular and corresponds on each side to a fossa praelingualis. Lateral from each pulvinar subrostrale lies still another depression (fossa subrostralis lateralis), which serves for the reception of the anterior end of the longer segment of the dentale.

#### b. Description of a new Muscle in the upper Lip.

The observations recorded above are for the most part simply a confirmation of work already done by GAUPP (20) and HOLL (28). In these earlier descriptions, however, the structure and function of the upper lip has received little or no attention. This lip (Figs. 9 and 10, Pl. XVII and Figs. 11 and 12, Pl. XVIII) is a thickened duplicature of the skin, which begins as a low fold at the angles of the mouth and increases gradually in depth towards the rostrum; it thus assists in forming the outer boundary of the sulcus marginalis. The outer layer of the lip is directly continuous with the external skin and, like it, is richly supplied with glands, which decrease somewhat in size toward the margin of the lip. The inner layer of the lip is glandless, unpigmented and thinner than the outer layer. Between these two layers in the upper region of the lip lies the tooth-bearing margin of the dentary processes of the maxillaria and intermaxillaria. The teeth themselves are all more or less imbedded in the inner layer of the lip, the functional teeth having only their crowns exposed. Below and outside of the teeth the lip hangs as a free fold, which lies in contact with the outer inferior surface of the lower jaw when the mouth is closed. The epithelial covering of the lip is a stratified pavement variety, which also lines the sulcus marginalis;

in both, however, the epithelium is thinner than on the general surface of the body.

The structure which is characteristic of the cutis of the external skin is also to be observed in the outer layer of the upper lip, but especially in the dorsal portion of this layer, where the usual horizontal and vertical bundles are well developed. Toward the margin of the lip, the horizontal layer thins out and the structure gradually becomes reduced to a simple network of connective tissue surrounding the sack-like glands. In the inner layer of the lip the cutis consists wholly of a dense cushion of connective tissue without definite arrangement. Between the two connective tissue strata just described we find a thick band of smooth muscular tissue, whose upper margin lies external to the lower edge of the dentary processes of the bones of the jaw, while its lower border approaches close to the ventral margin of the lip. This muscle, which I name *musculus labialis superior* (Figs. 9 and 10, Pl. XVII and Figs. 11, 12 and 15, Pl. XVIII), extends backward on each side to the posterior end of the maxillare, where it terminates at the syndesmosis between the maxillare and the quadrato-jugale. Posteriorly the muscle decreases in size, corresponding to the decrease of the lip itself. The *labialis superior* is composed of parallel, freely anastomosing bundles of smooth muscular tissue, whose general direction conforms with that of the lip. Excepting at the caudal extremities of the muscle, these bundles seem to be wholly independent of the skeletal parts. The component bundles of the muscle are inclosed in a matrix of connective tissue which also immediately envelopes the entire muscle and conveys the blood vessels and nerves.

The *labialis superior* has been observed in *Rana*, *Hyla*, *Alytes*, *Bombinator* and *Bufo*, in all of which it is a well developed muscle. In *Bufo*, with its toothless upper jaw, the form of the muscle is somewhat different from that described above, the vertical diameter of the muscle being less than in *Rana*.

### c. The Mechanism in Operation.

The movability of the intermaxillaria and the *partes mentales* of the *dentalia*, which was involved in their utilization for opening and closing the external nares in *Rana*, left the masticatory muscles incompetent to maintain a close contact of the jaws during inspiration and necessitated the introduction of various structural changes



to supplement the action of those muscles. To this end the jaws and other parts have been profoundly modified, the upper lip with its muscle has been developed. The significance of these different modifications in connection with the closing and opening of the mouth must now be considered.

The most important factor in maintaining a close contact of the jaws during respiration is, of course, the masticatory muscles, which, as shown by GAUPP (20), preserve a constant tension sufficient to hold the jaws together. With the closing of the external nares, however, occurs a special contraction of the masticatory muscles, which thus hold the lower jaw firmly in the sulcus marginalis during the inflation of the lungs. But the masticatory muscles provide for more than the mere adduction of the lower jaw. These muscles include in *Rana* a masseter major, a masseter minor, a temporalis and a pterygoideus. Of these, the two masseters are simple adductors, the temporalis acts as an adductor and retracts at the same time the lower jaw; the pterygoideus acts as an adductor and protracts the lower jaw. We have then in this arrangement of muscles provision not only for a mere closing of the mouth but also for protraction and retraction of the lower jaw. Such movements, moreover, may be actually observed during respiration, protraction occurring at the moment of inspiration, retraction immediately after inspiration. Along with protraction occurs also a slight rotation of the lower jaw, whose ventral margin is turned outward by contraction of the submaxillaris and submentalis muscles.

On observing protraction for the first time during ordinary respiration, I was inclined to consider that movement as a reaction resulting from the pressure of the muscles of the floor of the mouth upon the air confined in the mouth cavity. Such an explanation, however, was shown to be untenable by the fact, that protraction occurs when the mouth is held open so that the air escapes freely. Indeed, if an obstruction, such as a stout cord, be placed between the jaws, vigorous efforts to inspire will be made and protraction will be more pronounced than under normal conditions. At the same time it will become apparent that the protraction of the lower jaw is due to the active working of the masticatory muscles. This conclusion is confirmed by the study of more energetic respiratory movements of normal type, as for example, in strong inflation of the lungs, or when respiration is resumed after a slight interruption.

In accordance with the account above given, we may conclude that protraction of the lower jaw is due to the activity of the pterygoideus muscle. Such a function may in fact be demonstrated by electrical stimulation of the two pterygoidei.

Retraction of the lower jaw, which immediately follows protraction, seems to be provided for in the temporalis. It is doubtful, however, if the assistance of the temporalis is here necessary to the production of this movement, which would probably follow from other causes. Among these causes may be mentioned especially, a) the elasticity of the ligaments at the articulation of the lower jaw with the skull; b) the tension of the m. labialis superior, and c) the elasticity of the intermaxillary apparatus at the rostrum. The elasticity of this apparatus gives rise, as hereafter explained, to the depression of the median part of the palatine portions of the intermaxillaria. Such depression, however, necessitates also the depression of the tuberculum praelinguale and an enlargement of the angle between the two partes mentales of the dentalia. These movements, however, involve a backward motion of the dentalia and of the entire lower jaw. Owing to the operation of such forces therefore the retraction of the lower jaw is probably effected without direct participation of the masticatory muscles.

In *Rana pipiens* Gmel. and *Rana fusca* Rös. protraction of the lower jaw seems to be a constant attendant of the inspiratory movements, although, as above remarked, it is less conspicuous in quiet respiration, where also it is more or less masked by a movement of the soft upper lip. Occurring at the moment of inspiration, protraction of the lower jaw plays an important role in holding the mouth securely closed during the contraction of the bucco-pharyngeal muscles. During protraction the entire arch of the lower jaw is pushed forward in the sulcus marginalis and pressed against the dentary processes of the maxillaria and intermaxillaria. In this manner is secured a close contact between the skeletal parts of the jaws and also between the lower jaw and the upper lip. Especially at the rostrum, where the lip and the dentary portions of the intermaxillaria are strongly incurved, protraction becomes an effective means of holding the jaws together. A second function of protraction will be described later.

The glands of the pulvinaria subrostralia and of the integument of the lower jaw supply a secretion, which is forced out during

the contraction of the masticatory muscles, and thus naturally assists in maintaining a close contact of the two jaws.

The function of the *m. labialis superior* will be readily understood. When the mouth of *Rana* is closed by the contraction of the masticatory muscles the rod-like dentary bones fit into the sulcus marginalis; the tuberculum subrostrale, into the fossa subrostralis media; the pulvinar subrostrale, into the fossa subrostralis lateralis. With the occurrence of inspiration the lower jaw is adducted and protracted, the partes mentales of the dentalia are held in place by the incurved dentary processes of the intermaxillaria, while throughout its entire length the lower jaw is closely embraced and held in place by the *labialis superior*. The close contact between the upper lip and lower jaw, which is rendered difficult by the presence of the teeth, is secured partly by the extension of the lip below the teeth, partly through the contraction of the *labialis superior*, as a result of which the teeth become wholly imbedded in the inner layer of the lip, and the contact of the latter with the lower jaw is made practically continuous. The functional importance of the *labialis superior* in inspiration may be seen if the rostral portion of the upper lip be cut or removed in a chloroformed specimen. The animal recovers fully from the operation and ordinary quiet inspiration occurs as usual. When, however, more difficult respiration is attempted, such as strong inflation of the lungs, the mouth can no longer be securely closed and the air escapes between the jaws. By comparison with other specimens which have the upper lip intact, it is found that the power of inflation of the operated specimen is greatly below normal.

Concerning the nature of the contraction of the *labialis superior*, observations made on *Rana* with closed mouth might seem to point to a rhythmical activity, corresponding to the inspiratory movements. Such an inference is at least suggested by the evident motion of the upper lip, which is more pronounced at the rostrum and becomes weaker toward the angles of the mouth. A closer study, however, shows this motion to be a result of the movement of the skeletal parts (intermaxillaria and lower jaw). This explanation is fully justified by the fact that, if the mouth of *Rana* be held slightly open so that contact of the jaws is impossible, the upper lip remains motionless, although the animal still attempts to breathe and the bucco-pharyngeal movements occur as usual. This observation leaves room for but one conclusion, namely, that the *musculus labialis*

superior maintains a steady tension during respiration and changes little or none with the various phases of the process.

## 2. The Mechanism for Closing and Opening the External Nares in Rana.

### a. General Anatomy of the region adjoining the External Nares.

The anatomy of the nasal region of Anura has been repeatedly described and a full account of the structure may be gathered from the works of ECKER and WIEDERSHEIM (16), PARKER (39), BORN (4), GAUPP (19 and 22) and others. In the following description I shall use *Rana fusca* Roesel as a type, by means of which the details given below have been verified. (Compare Figs. 8 to 15, Pls. XVII and XVIII.)

In each of the two nasal cavities of *Rana fusca* two distinct regions may be distinguished, a rostral complex region which consists of three blind sacks, and a caudal simple one which is undivided. The blind sacks of the anterior region all communicate behind with the posterior division and include a dorsal cavum superius, a horizontally flattened cavum inferius and a cavum medium, which occupies a lateral position and lies in part between the cavum superius and the cavum inferius. These different subdivisions of the nasal cavity are inclosed in a cartilaginous nasal capsule which possesses on each side a roof (tectum nasale), a floor (solum nasale), and a short lateral wall, the last of which forms the lateral boundary of the cavum medium. Above the cavum medium the wall of the nasal cavity is supported in part by an oblique blade of cartilage, the cartilago obliqua (Fig. 8, Pl. XVII and Figs. 11 to 14, Pl. XVIII) which arises from the anterior portion of the roof of the nasal capsule, extends caudo-laterally and terminates in a sagittally placed plate (planum terminale). This plate presents below a caudal free angle and a rostral angle which is bent inward until it stands approximately at right angles to the body axis (see *P.t.*, Fig. 14, Pl. XVIII). In front of the cartilago obliqua lies the spoon-shaped cartilago alaris previously described. The large fenestrae which occur in the nasal capsule of *Triton alpestris* are all represented in *Rana*. The apertura naris externa evidently corresponds to the anterior end of a fenestra rostro-lateralis, which is in part separated from a fenestra dorsalis by the cartilago obliqua. Owing, however, to the fact that the



planum terminale has no connection either with the posterior or with the lateral wall of the nasal capsule the various fenestrae are not separated laterally<sup>1</sup>.

The three blind sacks of the anterior division of the nasal cavity of *Rana* are separated by cartilaginous septa which are attached to the outer wall of the nasal capsule. Between the cavum medium and the cavum inferius lies the lamina inferior, whose lateral margin joins the side wall of the cavum medium; between the cavum superius and the cavum medium lies the lamina superior. The caudal part of the lamina inferior is united with the anterior angle of the planum terminale; the line of union, however, does not lie in the plane of the cartilaginous lateral wall of the cavum medium but falls farther medial, and is separated therefore from that wall by a short section of the lamina inferior. In the interval between the planum terminale and the lateral wall of the nasal capsule lie the lacrymal duct (*D.nl.*, Fig. 12) and the ventral tubules of the glandula nasalis externa (*Gl.n.e.*, Fig. 14).

The bending of the planum terminale into the nasal cavity, as above described, gives rise to an internal prominence, which has been described by BORN (5) as a homologue of the turbinal of the salamander. In *Rana* this turbinal is particularly prominent at its anterior end where, as previously stated, the margin of the planum terminale is strongly incurved (compare Fig. 14, Pl. XVIII).

In the roof of the cavum medium, supported by the lamina superior, the planum terminale and the lateral wall of the nasal capsule, lies a small horseshoe-shaped bone, the intranasale of GAUPP, (*Intr.*, Fig. 14), whose two caudo-medially directed arms are separated by a narrow cleft. The medial arm of the bone lies in close contact with the free margin of the lamina superior; its broader lateral arm extends toward the anterior incurved angle of the planum terminale, embraces with its excavated caudal margin the anterior convex surface of this cartilage (see Fig. 14), and then terminates at the medial margin of the same, that is to say, at the anterior incurved end of the turbinal prominence. Beneath the lateral arm of the intranasale the ductus naso-lacrymalis passes to its opening at the anterior end of the planum terminale.

The slit-like opening between the two arms of the intranasale

---

<sup>1</sup> BORN states (*Morph. Jahrb. Bd. XI. 1876*) that in young *Bombinator* the planum terminale reaches the posterior wall of the nasal capsule.

leads from the cavum medium upward into a lateral vestibule of the cavum superius (*V.c.s.*, Figs. 11 and 13, Pl. XVIII), which is bounded in front and laterally by the cartilago alaris, behind by the thickening of the lateral nasal wall which contains the glandula nasalis externa. This vestibule, which was briefly described by BORN, is separated from the cavum superius itself by folds only, of which one connected with the caudal wall of the vestibule attains a considerable size. This fold, which I shall call plica obliqua (see Figs. 8, 9, 13, 14), extends from below obliquely upward and terminates at the medial margin of the nasal opening, where it is attached to the cartilaginous roof of the nasal capsule. The apertura naris externa lies in the dorsal wall of the vestibule of the cavum superius between the cartilago alaris and the roof of the nasal capsule.

The glandula nasalis externa of *Rana fusca* lies behind the vestibule of the cavum superius in the above described thickening of the lateral nasal wall (*Gln.e.*, Figs. 11—14). The caudal part of the gland lies lateral from the planum terminale and dorsal (medial) from the ductus naso-lacrymalis; its rostral part rests upon the lateral arm of the intranasale. Rostrally, the tubules of the gland unite into a short duct which takes a course toward the external naris and opens in close proximity to the same on the inner surface of the plica obliqua (see Fig. 9). From this point of discharge a narrow groove leads to the nasal opening.

The cartilaginous nasal skeleton of Anura and Salamandrina was described at about the same time by PARKER (37) and BORN (4); the latter of whom, especially, established the homologies to which I have referred in my account of the general anatomy of the nasal skeleton of *Rana* and *Triton*. The terminology employed by me is from the work of GAUPP (22), who also gives a full description of the intermaxillary mechanism which is used in opening and closing the external nares of *Rana*.

The intranasale of GAUPP was described by PARKER (37) under the name septo-maxillare, a homologue of which PARKER found in *Amblystoma* and other salamanders. From his study of certain Anura, BORN (4) was led to the conclusion that the septo-maxillare of PARKER represents a lacrymale (fronto-lacrymale and prefrontale of authors). This conclusion was based chiefly on the relation of the septo-maxillare of PARKER to the naso-lacrymal duct. The complicated form of the bone in Anura BORN attributed to the

general process of folding which has affected the structure of the entire nasal region in Anura. Later, GAUPP (19) rejected BORN's homology as applied to the Anura, on the ground that in Rana the bone in question is so far removed from the orbit. Accordingly GAUPP discarded BORN's name *lacrymale* and substituted for it the term *intrasale*. From my own study of *Plethodon*, *Desmognathus* and *Amblystoma*, in which both a *lacrymale* of BORN and the *septo-maxillare* of PARKER are present, I am led to adopt PARKER's homology as correct. I have used, however, here, as I have previously done for the salamanders, the name *intrasale* as proposed by GAUPP.

#### b. Description of new Nasal Muscles.

The description given above shows us, in the nasal region of *Rana fusca*, a number of structures which we have already found in *Triton*. For example, we find in both species a *cartilago obliqua* with its *planum terminale*, a turbinate prominence formed by the incurving of the *planum terminale* into the nasal cavity, and a *glandula nasalis externa*. But other structural resemblances may also be discovered. In the description of the nasal region of *Rana fusca* a fold (*plica obliqua*) was mentioned which demands, first of all, our attention. This fold begins as a low thickening at the anterior end of the turbinal or more definitely, on the prominence which is formed by the incurved anterior angle of the *planum terminale* and the lateral arm of the *intrasale* (see Fig. 14). From this point the *plica obliqua* extends in a dorsal direction toward the nasal opening, becoming meanwhile more elevated, and inserts finally on the medial margin of the nasal opening, through which its dorsal end can be easily seen with the aid of a pocket lens.

From the above it will be seen that the *plica obliqua* occupies a position strikingly similar to that of the nasal muscle thickening of *Triton*. But if the two structures are genetically related, we should expect to find in the *plica obliqua*, if anywhere, traces of the nasal muscles of *Triton*. My investigation of the *plica* and the adjacent region has led to the following results:

In the ventral (caudal) part of the *plica obliqua* lies a small smooth muscle whose bundles arise partly from the incurved margin of the *planum terminale*, in part also from the adjoining medial end of the lateral arm of the *intrasale* and from the *lamina inferior*. From this point of origin the muscle extends toward the nasal

opening, terminates above, however, in connective tissue, which occupies the dorsal part of the plica obliqua and inserts as a compact bundle on the medial margin of the nasal opening. The muscle is also surrounded by connective tissue which is continuous in a caudal direction with the fibrous investment of the glandula nasalis externa. This muscle, which I shall in advance assume to be homologous with the dilatator naris of the salamander, is limited to the ventral (caudal) half of the plica obliqua; it forms, however, with the connective tissue of the upper part of the plica a functional unit, which extends from the ventral (caudal), to the dorsal (rostral), end of the cartilago obliqua (see Fig. 8, Pl. XVII and Figs. 11 to 14, Pl. XVIII). The size and condition of this muscle varies somewhat in different individuals. In older specimens of *Rana fusca* I have found it to consist of isolated bundles of muscle fibers separated by a relatively large amount of connective tissue.

A second muscle, also smooth, lies behind the nasal opening and the vestibule of the cavum superius. Before we undertake its description, however, we must examine, somewhat carefully, the anatomy of the roof of the nasal cavity adjoining the nasal opening. As already stated, the medial margin of this opening is supported by the rostral (dorsal) end of the cartilago obliqua (roof of the nasal capsule). In the anterior part of this margin the cartilage approaches close to the epithelium, but farther caudalward the cartilage retreats from the opening, which is accordingly bounded here by soft tissue only. In this soft margin is inserted the median portion of a muscle, whose lateral portion inserts partly in the plica obliqua and partly in the caudal wall of the vestibule of the cavum superius. This muscle (see Fig. 8, Pl. XVII, and Figs. 11 to 14, Pl. XVIII) lies outside of the cartilago obliqua and arises, in *Rana fusca*, near the caudal margin of that cartilage and from the connective tissue enveloping the glandula nasalis externa. The medial (dorsal) part of the muscle is composed of compact bundles, which lie dorsal from the nasal gland and arise from the dorsal (medial) portion of the cartilago obliqua and the connective tissue which invests it. These bundles are inserted in the soft portion of the median margin of the nasal opening, and near by in the lateral portion of the plica obliqua. The lateral (ventral) part of the muscle consists of somewhat separated bundles, which arise partly lateral from the glandula nasalis externa and in part from the connective tissue which lies between the tubules of the gland; these bundles insert beneath the



epithelium of the lateral surface of the plica obliqua and farther ventralward upon the caudal wall of the vestibule of the cavum superius. This muscle may be assumed for the present to be a derivative of the constrictor naris of the salamander.

In addition to the two muscles above described, small isolated bundles of smooth muscle fibers occur elsewhere about the caudal wall of the vestibule of the cavum superius from which they radiate in a caudal direction. Some of these bundles are shown in Fig. 11, *b*, Pl. XVIII.

c. The intermaxillary Mechanism immediately concerned in Closing and Opening the external Nares.

The immediate cause of the closing of the external naris in *Rana* is the movement of a horizontally placed, spoon-shaped cartilage (cartilago alaris), whose concave caudal portion closely invests the nasal opening in front and laterally. This cartilage, which is free from the skeleton both rostrally and caudally, rests with its middle portion upon the anterior wall of the cartilaginous nasal capsule, with which it is continuous by a narrow cartilaginous bridge; beyond this bridge the cartilago alaris projects forward as a short rod (processus praenasalis superior), which is attached to the dorsal end of the hollow facial process of the intermaxillare (*Pr.p.s.*, Fig. 9, Pl. XVII). The cartilago alaris thus forms a lever whose fulcrum is at the point of union of the cartilage with the anterior nasal wall. Below each processus praenasalis superior, we find a curved, rod-shaped cartilage (processus praenasalis inferior), which arises from the ventral surface of the cartilaginous nasal capsule and extends forward until it meets the facial process of the intermaxillare medial and ventral from the processus praenasalis superior (see Fig. 10, Pl. XVIII). Within the intermaxillare the processus praenasalis inferior bends downward and enters the dentary process of that bone. Each intermaxillare includes also a horizontal palatine portion which is attached to its fellow in the median line and to the palatine process of each maxillare by a loose syndesmosis. This mode of attachment permits a slight movement of elevation and depression of the median portions of the two intermaxillaria. On account of the relations previously described, however, an elevation of the intermaxillaria will produce first, a divergence of their vertical facial processes, second, a lateral movement of the two processus prae-

nasales superiores, and third, a movement in a median direction of the posterior end of each cartilago alaris, whereby the external nares are closed. These movements are naturally all reversed during the depression of the palatine portions of the intermaxillaria. This mode of closing the external nares may be easily observed in a recently killed frog, if a slight upward pressure be applied to the tip of the rostrum.

#### d. Function of Parts.

The adduction of the lower jaw by the masticatory muscles forms a natural starting point for the consideration of the function of the various parts of the mechanism for closing the external nares of *Rana*; for the contact of the jaws, at least at the rostrum, is a condition prerequisite to the closing of these openings. With the jaws in contact, the nares may be closed, as known already to DUGÈS (15), by the submentalis muscle (*M.s.*, Fig. 10, Pl. XVII), which lies beneath the rostrum and spans the angle between the two partes mentales of the dentalia. It has been shown by GAUPP (20), that when the mouth of *Rana* is closed, electrical stimulation of the submentalis produces immediate closing of the nares. The manner in which this function is performed may be understood if the mouth of a living frog be held open (*e.g.*, by a stout cord between the jaws) so that the partes mentales of the dentalia are freely exposed. When the animal attempts to inspire, the submentalis may be seen to contract, the angle between the two partes mentales of the dentalia becomes more acute and the tuberculum praelinguale is thrown forward and upward. When the mouth is closed the direction of this motion is modified by the upper jaw and lip, and the movement is converted into an elevation of the tuberculum praelinguale against the fossa subrostralis media.

After the above explanation of the action of the submentalis in closing the external nares of the frog, we are in a position to understand the significance of protraction of the lower jaw as a factor in preventing the separation of the two jaws during inspiration (see page 335). It is evident that the mere elevation of the tuberculum praelinguale involves a drawing together toward the median line of the two halves of the lower jaw, especially their anterior parts, and the consequent withdrawal of these parts from close contact with the dentary processes and teeth of the maxillaria and intermaxillaria. In this manner, however, the union of the jaws would be weakened, and

just at the moment of inspiration, when such an event is especially to be avoided. This effect of the contraction of the submentalis is counteracted by protraction of the lower jaw, whose caudally divergent arms are thus forced forward and kept in close contact with the dentary portions of the maxillaria and intermaxillaria and with the upper lip.

In view of the importance of maintaining a close union of mouth parts during inspiration, the function which I have above attributed to protraction of the lower jaw would appear to be sufficient to warrant the occurrence of such a movement in respiration. But protraction of the lower jaw has also another function, which may be readily discovered, if, while the mouth is closed, the lower jaw of a recently killed frog is pushed gently forward on each side by means of forceps. That the closing of the external nares, which follows from this experiment, may result from protraction of the lower jaw in the living animal, is seen if the nerves supplying the submentalis muscle are severed. After this operation, if the closing of the external nares were wholly dependent upon the action of the submentalis, we should expect that such closing would cease altogether. But this is not the case. Elevation of the tuberculum praelinguale is now effected through protraction of the lower jaw, the movement becoming much more pronounced than usual, and thus the external nares may still be closed. Repeated observations on *Rana pipiens* point to the conclusion that, under conditions similar to the above, the inspiratory movements are uniformly attended by protraction of the lower jaw, and that without such protraction the closing of the external nares does not occur.

The manner in which this result is effected may be readily understood if we take into account, a) the provisions for maintaining a constant contact of the two jaws during inspiration, and b) the mode of union of the two halves of the lower jaw at the rostrum. As they approach the median line, both the partes mentales of the dentalia and the two segments of MECKEL's cartilage bend upward and the junction of the latter in the tuberculum praelinguale occurs at an acute angle. Now, if protraction occur while the mouth is closed, the tuberculum praelinguale, held in place by the incurved dentary processes of the intermaxillaria, by the upper lip, and perhaps also by the submentalis, can move only in the direction of the palatine processes of the intermaxillaria. For such a movement,

however, the mode of union of the two partes mentales of the dentalia is particularly favorable, while the intermaxillaria offer no appreciable resistance. Their palatine portions are elevated by the tuberculum praelinguale, the median margin of each palatine portion describing a small arc about the lateral margin as a center, and thus is set in motion the mechanism immediately concerned in closing the external nares.

From the foregoing, which is based chiefly on a study of *Rana fusca* Rös. and *Rana pipiens* Gmel., I am led to conclude that the external nares of the frog may, under ordinary conditions, be closed either by protraction of the lower jaw alone, or by the simple contraction of the submentalis muscle. It is probable, however, that in normal respiration these two modes of closing the external nares supplement each other to a considerable extent; while either method is employed with greater energy when the other is not in use. In the case of protraction this is easy to observe after elimination of the submentalis, as already described above. In violent inspiration both methods of closing the external nares are simultaneously employed to their fullest extent. The special value of protraction as a mode of closing the external nares lies in the fact that it assists at the same time in maintaining a close contact of the jaws. The submentalis muscle alone is an effective agent in closing the external nares, but its contraction creates, at least in strong respiration, a necessity for protraction of the lower jaw, in order that the intimate union of the two jaws may not be disturbed.

In *Hyla* (*H. versicolor* Le Conte) I find the protraction of the lower jaw quite as marked as in *Rana*. In *Bufo* (*B. lentiginosus* Shaw), on the other hand, I was able to detect only a trace of protraction until the nerves supplying the submentalis had been cut, when the movements became strong and regular with each inspiration. The unimportant part played by protraction in the ordinary respiration of *Bufo* I attribute to the absence of teeth, by reason of which the close contact of parts during inspiration is more easily maintained by the elastic upper lip.

The above conclusion in regard to the function of the lower jaw in connection with the closing the external nares of *Rana* agrees in the main with the observations of GAUPP (20), who recognized the fact that the contraction of the masticatory muscles affects the entire lower jaw, including its rostral portion, and that therefore the closing



of the external nares is possible after the submentalis has been eliminated.

From the description of the nasal muscles of *Rana fusca* it has already been seen that these muscles do not take an immediate part in opening or closing the external nares. The function of the dilatator naris may be best understood by recurring to the description of the plica obliqua. This fold, which limits the movement of the cartilago alaris when the external naris is closed, spans the great arch formed by the anterior margin of the cartilago obliqua (see Figs. 8 and 9, Pl. XVII). The contraction of the dilatator naris gives tension to the plica obliqua and thus provides for the caudal end of the cartilago alaris an elastic support. A somewhat different function is performed by the constrictor naris, whose contraction will produce the following effects: a) tension of the soft part of the median margin of the nasal opening; b) stretching of the epithelium of the anterior and lateral surfaces of the plica obliqua, and c) retraction of the caudal wall of the vestibule of the cavum superius. The last named function is to be attributed to the lateral part of the muscle, which thus keeps the caudal wall of the vestibule of the cavum superius drawn back and out of the way of the cartilago alaris. Thus also the entrance to the cavum superius is kept open during the intervals between the movements which close the nasal opening. The plica obliqua and the soft median margin of the external naris are parts which come in direct contact with the cartilago alaris when the naris is closed; tension of these parts must greatly facilitate the secure closing of the external naris.

In addition to the above functions, the relation of the constrictor naris to the glandula nasalis externa of *Rana* suggests that the contraction of the muscle must facilitate the discharge of the secretion of the gland. Such a function agrees with what we have already learned in regard to the nasal muscles of the Salamandrina.

From the above it is evident, that although the mm. constrictor naris and dilatator naris of *Rana* no longer play the leading role in closing and opening the external nares, they nevertheless perform functions which facilitate the closing and opening of these apertures; they have in fact become parts of the complicated mechanism, which, in the Anura, has assumed the function which the nasal muscles themselves once performed.

The question whether the nasal muscles of *Rana* contract each

time with the closing of the external naris, or simply maintain a uniform tension, must be answered in favor of the latter view. A movement behind the naris at the time of inspiration, indeed, suggests rhythmic contraction the nasal muscles, but this movement wholly disappears if the mouth is held open, although movements of inspiration (bucco-pharyngeal movements) still occur as usual. Since then we have no reason to believe that the contraction of the nasal muscles is modified by the opening of the mouth, we must conclude that such contraction does not produce marked movements at all but tends to maintain a steady tension of the parts to which they are attached.

To account for the movements which occur behind the external naris two possibilities present themselves. Such movements might perhaps be caused a) by the impact of the cartilago alaris against the plica obliqua, or b) by the action of the compressed air within the nasal cavity upon the soft nasal walls. The inadequacy of the impact of the cartilago alaris as a cause of the movements is clearly shown, however, if a suitable object be placed between the tips of the jaws, so that the nares may be closed, while the jaws are still separated behind the rostrum. Under these conditions no movements occur behind the naris; as soon, however, as the opening between the jaws is closed, so that the air can not escape from the mouth the movements reappear. We may conclude then that the movement which occurs behind the external naris of *Rana* at the moment of inspiration is due to the pressure of the air confined within the mouth. For such a movement the anatomical conditions of the region are entirely favorable, for the nasal wall has a very incomplete solid support behind the external naris, a large area between the nasale and the facial portion of the maxillare being wholly without skeletal parts. The movements behind the external naris of *Rana* are to be explained in the same manner, therefore, as certain movements of the eye and tympanic membrane, both of which, as is well known, are forced outward during inspiration by the compressed air within the bucco-pharynx.

The opening of the external nares of *Rana*, as already described by GAUPP (20), is to be attributed under ordinary circumstances to the elasticity of certain parts, including especially the processus praeasales inferiores and the various syndesmoses of the intermaxillary apparatus. The importance of the processus praeasales inferiores is clearly indicated by their relation to the intermaxillaria,

whose facial portions they enter, as already stated, near the dorsal end. On account of this relation the processus praeasales inferiores resist both the elevation of the median parts of the intermaxillaria and the increase of the angle of divergence of their facial portions. When, therefore, the muscles which produce elevation of the intermaxillaria cease to contract, the processus praeasales inferiores, aided by the elasticity of other parts, entirely reverse the movements which occur during the closing of the nares. The palatine portions of the intermaxillaria are accordingly depressed in the median line, their facial portions become less divergent and carry the processus praeasales superiores medially. At the same time the cartilago alaris on each side moves in a lateral direction and opens the naris. It is through the operation of such elastic forces, that the external nares of a dead frog are opened after they have been closed by the elevation of the rostrum. An active opening of the external nares of *Rana* may, however, also be occasionally observed in the living animal, particularly in strong inspiration. It is to be accounted for, as already shown by GAUPP (20), by the contraction of the geniohyoideus muscle, whose medial portion arises from the partes mentales of the dentalia above the submentalis. Contraction of the geniohyoideus depresses the partes mentales, and with them also the median parts of the intermaxillaria, which are closely united, by means of their incurved dentary portions and by the upper lip, with the partes mentales of the lower jaw.

### 3. Homology of the Nasal Muscles of *Rana*.

In determining the homology of the nasal muscles which I have described in *Rana fusca* it is necessary to take into consideration not only the muscles which occur in the salamanders but also the results attained by earlier workers who have described muscles for opening and closing the external naris in *Anura*. It has indeed been shown by GAUPP (21) that special muscles for the immediate opening and closing of the external nares are wanting in *Rana*. The same author has also affirmed the entire absence of muscles in those regions where the muscles of the earlier writers should be located. It must not be forgotten, however, that the muscles of the earlier authors were supposedly of the striped variety,

and that GAUPP's attention was directed solely to the question whether such muscles<sup>1</sup> exist. Allowing full value, then, to the excellent work of GAUPP, and taking into consideration the imperfection of earlier microscopical methods, the question may be asked, whether the smooth nasal muscles which I have described in *Rana* might have furnished a certain basis of fact for the descriptions of the earlier authors. Before attempting to solve this problem, however, I wish to consider the other question, whether the smooth nasal muscles of *Rana* are homologous with those of *Triton*.

#### a. The nasal muscles of *Rana* and *Triton*.

From a comparison of the nasal muscles of *Triton* with those of *Rana* we must expect to find no close functional similarity between the two groups. If homologues of the nasal muscles of *Salamandrina* occur in *Anura*, they must have undergone a radical change of function and their homology must be established therefore upon purely anatomical evidence. If then we consider the dilatator naris of *Rana* from this standpoint we find, first of all, that its origin is very similar to that of the dilatator naris of *Triton*. The point of origin is, in each case, the anterior end of the incurved portion of the planum terminale (turbinal of BORN and WIEDERSHEIM). Outside of the turbinal prominence the ductus naso-lacrymalis extends forward and opens lateral (rostral) from the muscle into the nasal cavity. The relation between the dilatator naris and the intranasale of *Rana* does not find its parallel in *Triton*, in which the intranasale is wanting. We have seen however that a similar relation occurs in other *Salamandrina* (*Amblystoma*), where the dilatator naris is likewise attached to the inner surface of the intranasale. In respect to origin, then, the dilatator naris of *Rana* resembles to a remarkable degree the dilatator naris of the *Salamandrina*. General agreement exists also in regard to the direction of the two muscles toward the

---

<sup>1</sup> GAUPP (20) made diligent search for such muscles. He says (*Anatom. Anzeiger*. Bd. XII. 1896. page 25): »Ich habe weder an Spiritus- noch an Chromsäure- noch an Salpetersäurepräparaten jemals Muskelfasern an den bezeichneten Stellen auffinden können. Gerade die so eben angegebenen Behandlungen lassen aber im Allgemeinen die Muskelfasern sehr deutlich erkennen, und namentlich geben alte Spiritusmuskeln ausgezeichnete mikroskopische Bilder der Querstreifung. Niemals ist es mir möglich gewesen, auf diese Weise in der Umgebung der Nase des Frosches Muskeln nachzuweisen.«



external naris. Marked differences appear between the two muscles, it is true, as they advance toward the external nasal opening; but such differences are easily explainable as the result of a change of function of the dilatator of Rana. This change brought with it a diminished demand for muscular activity, led to a reduction<sup>1</sup> of the dorsal (rostral) portion of the muscle to connective tissue, and explains at the same time the insertion of this connective tissue on the median margin of the external naris.

In view of the above facts, then, it is entirely certain that the muscle, hitherto assumed to be a dilatator naris in Rana, is in fact a homologue of the dilatator naris of Triton. The degeneration and change of function of the muscle in Rana has followed as a natural consequence of the introduction of a new mechanism for opening the external naris.

The homology of the musculus constrictor naris of Rana is not so easy to determine with certainty. In its relation to the dilatator naris, it resembles the constrictor naris of Triton on account of its more superficial position; moreover the medial end of the two muscles possesses in part the same insertion. In view of these facts, and because a constrictor naris most probably existed in the ancestors of Rana, it seems reasonable to assume that the muscle under consideration is a constrictor naris, which has reached its present condition by degeneration of its lateral portion, which became superfluous with the introduction of a new apparatus for closing the external naris. I shall therefore consider this muscle to be homologous with the constrictor naris of Triton.

#### b. The muscles of the older authors.

The first attempt to describe special muscles for the opening and closing of the external naris of the frog was made by ZENKER (56), whose work appeared in 1818. ZENKER enumerates the following muscles: 1) a single m. intermaxillaris, which lies between the facial processes of the two intermaxillaria and opens the external nares; 2) two paired mm. intermaxillares, one on each side lateral from the facial process of an intermaxillare. This muscle closes

---

<sup>1</sup> According to the researches of FLEMMING (18) such a reduction is easily explained.

the nasal opening. 3) On each side, a *m. narium*, which arises from the facial process of the maxillare and inserts on the inferior nasal cartilage. These muscles were supposed to open the nares.

DUGÈS (15) accepted the results of ZENKER's work in 1835 and designated the muscles as follows: 1) *intermaxillaire*, 2) *sus-maxillo-pre-nasal*, 3) *sus-maxillo-post-nasal*. In opposition to ZENKER, however, DUGÈS held that the second muscle was also a dilatator. The closing of the external nares he accounted for by the contraction of the submental muscle.

KLEIN (29) described again (1850) the same muscles under the names: 1) *intermaxillaris*, 2) *nasalis inferior*, 3) *nasalis externus*.

ECKER (16) adopted (1887) the two first muscles of DUGÈS and KLEIN, but declared that he could find no evidence of the existence of the third muscle.

If now we examine critically the above descriptions, we shall find no resemblance, either of position or attachment, between the muscles described by ZENKER and his followers and those which I have described in *Rana*. Of the muscles described by the earlier authors, numbers three (*m. narium* ZENKER) is the only one located near the muscles which I have described in *Rana*. But the *m. narium*, as described by ZENKER, should lie much farther lateral than the *m. constrictor naris*, while its position differs entirely from that of the *m. dilatator naris*. We cannot, therefore, establish a case of homology between the two groups of muscles. This conclusion agrees with the observations of those investigators, who have called in question the existence of the muscles described by ZENKER. We find, for example (1838), in VOLKMANN (50) the following expression in regard to the muscles described by his predecessors, ZENKER and DUGÈS:

»Nasenmuskeln. Über diese bin ich im Unklaren geblieben, in so fern die Theile, welche, mit bloßem Auge betrachtet, für Muskeln gehalten werden müssen, unter dem Mikroskop einen zweifelhaften Bau zeigen. Bis auf weitere Berichtigung können zwei angenommen werden: 23) *Depressor alae nasi* scheint vom Körper des Zwischenkiefers zu entspringen und am vorderen, knorpeligen Rande des Nasenloches zu endigen. 24) *Depressor alae nasi externus* scheint vom Oberkiefer zu entspringen und gleich dem vorigen zu endigen.«

A later paper by VOLKMANN upon this subject I have not been able to find. His doubt in regard to the existence of the muscles in question found acceptance with HEINEMANN (24), who supports

his views in regard to the structure of the nasal region of *Rana* in the following manner:

»Die äußeren Öffnungen der Nasenhöhle können bekanntlich durch kleine, von der Cutis bedeckte und auf den Zwischenkiefer befestigte Knorpel geschlossen werden. Die Zwischenkiefer selbst sind mit dem Oberkiefer und dem an das Siebbein ansetzenden Nasenknorpel beweglich verbunden, so dass man am todten Frosch durch Hin- und Herbewegen derselben die Nasenlöcher öffnen und schließen kann; dass dieser Akt bei der Respiration auf dieselbe Weise bewirkt wird, folgt daraus, dass man in der That bei lebhaft respirirenden Fröschen Bewegungen der Zwischenkiefer beobachtet« (page 25).

These views of VOLKMANN and HEINEMANN found a certain measure of justification also with ECKER (16), who, as above remarked, denied the existence of the third muscle of DUGÈS.

A thorough and satisfactory investigation of the question was finally made by GAUPP (20 and 21), who not only denied the existence of the muscles described by ZENKER, but proved also that such muscles would be entirely superfluous, since both the opening and closing of external naris of *Rana* is effected by means of a peculiar combination of levers, which has been briefly described above. With these conclusions my own observations are in entire accord.

There remains yet for consideration a description made by COLLAN (12), who studied the nasal muscles of *Bufo cinereus* Schneider. COLLAN believed that he saw in this species the following muscles: 1) m. intermaxillaris, 2) m. dilatator narium, and 3) m. depressor alae nasi. The two first muscles are identical with the two first muscles of DUGÈS; the third muscle, however, springs, according to COLLAN, from cartilage close to the margin of the fronto-nasale and inserts on the outer margin of the nasal opening. This muscle was supposed to close the nasal opening.

The third muscle mentioned by COLLAN is the only one which need be considered here. Its general location seems to be the same as that of the constrictor naris of *Rana*. In direction and attachments, however, as well as in function, the constrictor naris differs entirely from the depressor alae nasi COLLAN. I find, moreover, on examination of *Bufo cinereus* that the constrictor naris of that species is quite degenerate, its dorsal part, which is strongest in *Rana*, being almost wholly wanting. I am led therefore to conclude that

the rudimentary constrictor naris of *Bufo cinereus* could not be identical with the depressor alae nasi COLLAN, which, according to my investigations, does not exist.

From this examination of the descriptions of ZENKER and COLLAN and their followers, I hold that there is no reason to believe that the smooth nasal muscles which I have described were observed by these investigators.

#### 4. The nasal Muscles in other species of Anura.

In the various species of Anura mentioned below we find in the nasal region the same general structure as in *Rana*. In the details however occur certain variations which have apparently influenced the development of the nasal muscles. Especially important in this connection are the form of the intranasale and the position of the glandula nasalis externa.

1) *Hyla arborea* L. In this species we meet conditions which resemble, for the most part, those occurring in *Rana fusca*. The inferior part of the plica obliqua, however, is supported by a process of the intranasale and the musculus dilatator naris is much smaller than in *Rana fusca*, being represented by a few small bundles of fibres only. The constrictor naris, on the other hand, presents about the same degree of development in *Hyla* as in *Rana fusca*.

2) *Bufo cinereus* Schneider. In this species the lower (caudal) two thirds of the plica obliqua is supported by the intranasale; a dilatator naris is wanting and the constrictor naris is represented only by small bundles of fibres about the glandula nasalis externa.

3) *Alytes obstetricans* Laur. In *Alytes* the intranasale shows about the same development as in *Bufo*, the glandula nasalis externa, however, has moved inside of the planum terminale and lies therefore within the nasal cavity. Here a constrictor naris is wanting and the dilatator naris is very rudimentary.

4) *Bombinator igneus* Rös. Here the intranasale reaches an extraordinary development, forming, in fact, a solid support for the plica obliqua (see Fig. 15) and also for the caudal wall of the vestibule of the cavum superius. The glandula nasalis externa is also removed to the interior of the nasal cavity. In this species both nasal muscles are wholly wanting.

From the above account it appears that among the species investigated, the nasal muscles have retained their highest development



in *Rana fusca*. This species therefore, shows a more primitive condition in respect to the nasal muscles than the other species, among which Bombinator, at least in the region of the external nares, has experienced the greatest amount of modification. In all the species mentioned, the degree of development of the dilatator naris is determined by the form of the intranasale, which renders the muscle superfluous by the production of a bony support for the plica obliqua. The development of the constrictor naris is also influenced in the same manner.

#### 5. The Development of the Nasal muscles and of the Glandula nasalis externa in *Rana fusca*.

The material which has been used for the study of this development consists of specimens of *Rana fusca*, which stand immediately before and after the metamorphosis.

A very young stage of these muscles I find in a larva thirty millimeters long, whose posterior extremities are seven and a half millimeters long. Here the Anlagen of the nasal muscles consist of closely crowded stellate cells, which already lie in the place of the adult muscles. In this stage the glandula nasalis externa is represented by a single sack-like invagination, which is growing inward from the median surface of the plica obliqua. In a larva twenty-five millimeters long and with somewhat longer extremities than the preceding, the muscle Anlagen are composed of spindle-shaped cells with oval nuclei; the muscles appear to be almost functional. The Anlage of the glandula nasalis externa has produced, in this stage, three buds at its inner end.

A young frog thirteen millimeters long and completely metamorphosed possesses fully developed nasal muscles, and the constrictor naris has already spread out in the region of the glandula nasalis externa, which consists now of several tubules with a single duct.

From the above sketch it will be seen that the nasal muscles of the frog pass through the same sort of development that we observed in the case of the nasal muscles of Triton.

#### IV. General Remarks and Conclusions.

In the preceding pages I have shown that although the general characteristics of the respiration of amphibians are well known, the

structure and mode of operation of the respiratory mechanism in Anura are somewhat more complicated than hitherto supposed. This complication is especially marked in the provisions which have been made for the opening and closing of the mouth and external nares. The use of the intermaxillaria and partes mentales of the dentalia for closing the nares has brought with it problems, whose solution has involved, partly the introduction of new structures, partly the adaptation of already existing parts to new uses. A new structure which has been introduced to assist in closing the mouth during inspiration is the musculus labialis superior, which seems to be peculiar to the Anura, and is described above for the first time. Among modified parts must be mentioned, a) the hitherto undescribed nasal muscles, which are homologous with the nasal muscles of the Salamandrina and, b) the masticatory apparatus, which has been modified to provide for the protraction of the lower jaw during inspiration.

The occurrence in Anura of nasal muscles homologous with those of the Salamandrina indicates that the ancestors of the modern Anura possessed a special muscle apparatus for the immediate opening and closing of the external nares. This conclusion suggests the question, why this primitive muscle apparatus has been supplanted by the modern mechanism which we find in Anura. To give a satisfactory answer to this question we must take into consideration the fact, that existing Anura, as a group, display activities of a much higher order than those of the Salamandrina. Higher activities, however, mean increased oxidation and necessitate a more perfect respiratory system. We are therefore, led to inquire, whether the introduction of the new contrivance for the closing and opening of the external nares has increased the efficiency of the respiratory mechanism of the modern Anura. It seems quite evident that such is the case. Through the use of his masticatory muscles and the submentalis for the closing of the external nares, the frog has substituted the quickly responsive striated musculature for the slower smooth nasal muscles of his ancestors. The gain to the modern Anuran may be appreciated, if we compare the energetic respiratory movements of the frog with those of his more humble relative, the salamander. The introduction of a new mechanism for the opening and closing of the external nares of Anura has had for its object then simply a change of musculature; to secure this end nature

has devised the delicate and complicated adjustments which are employed for closing the mouth and nares during respiration. It is a peculiar fact that the frog, to whom striated nasal muscles have been denied, has nevertheless found a perfect substitute for such muscles by employing the submentalalis and the masticatory muscles for closing the external naris.

In conclusion, the most important contributions of the foregoing pages to the anatomy and physiology of the respiratory mechanism of amphibians may be summed up as follows.

- 1) The muscle apparatus which is used for opening and closing the apertura naris externa in the *Salamandrina* lies in the fenestra rostro-lateralis of the cartilaginous nasal capsule. The individual nasal muscles are attached to the margins of the fenestra rostro-lateralis or to adjacent parts.

- 2) The relation of the glandula nasalis externa to the nasal muscles in *Triton alpestris*, *Salamandra maculosa* and *Amblystoma tigrinum* indicates the existence of a functional adaptation, by virtue of which the secretion of the gland is forced out by the nasal muscles at the time of closing the external naris.

- 3) The nasal muscles and the glandula nasalis externa of *Triton* begin their development at about the same time and reach functional maturity a short time before the metamorphosis is completed.

- 4) The nasal muscles of the *Salamandrina*, which are composed of smooth tissue, arise in situ from the mesenchyme.

- 5) The intermaxillary apparatus designed for closing the external naris of *Rana* may be set in motion, a) by the contraction of the musculus submentalalis, or b) without the aid of this muscle, by the simple protraction of the lower jaw.

- 6) The loss of solidity of the two jaws in *Rana* has made it impossible to close the mouth securely by simple adduction of the lower jaw. To secure this end special adaptations are required, among which must be counted, a) the form and mode of fitting together of the jaws, b) the development of the upper lip with the musculus labialis superior, and c) the protraction of the lower jaw.

- 7) The musculus labialis superior of *Rana* is a smooth muscle which extends through the upper lip from one angle of the mouth to the other. It maintains a constant tension, and thus aids in preserving a close union of the jaws during inspiration.

- 8) Protraction of the lower jaw in *Rana* has a double signifi-

cance. a) The elevation of the tuberculum praelinguale involves, to a certain extent, the withdrawal of the two halves of the lower jaw from close contact with the dentary processes of the upper jaw bones. Such a withdrawal is prevented by the protraction of the lower jaw at the moment of closing the external nares. b) The tuberculum praelinguale may be elevated also as a direct result of the protraction of the lower jaw. In this manner the closing of the external nares is effected without the coöperation of the musculus submentalis.

9) The retraction of the lower jaw of *Rana* after inspiration is probably due to elastic forces only, among which the most important are, a) the elasticity of the ligaments at the articulation of the lower jaw with the skull, b) the tension of the musculus labialis superior, and c) the elasticity of the intermaxillary apparatus for closing the external nares.

10) Although the immediate cause of the closing of the external naris in *Rana* is a movement of the cartilago alaris, smooth nasal muscles are present in the neighborhood of the naris, and these perform a minor function in connection with the closing of the aperture.

11) One of these nasal muscles of *Rana* is homologous with the dilatator naris of *Triton* and gives tension to a fold (plica obliqua) against which the cartilago alaris presses in closing the naris.

12) A second muscle of *Rana*, more superficial in position than the dilatator naris, is in all probability a homologue of the constrictor naris of the salamander. In *Rana* the constrictor naris acts as a tensor and retractor of certain parts adjacent to the external naris; it probably serves also as a compressor of the glandula nasalis externa.

13) An examination of the descriptions of ZENKER, COLLAN, and their followers affords no evidence that the mm. dilatator naris and constrictor naris of *Anura* were observed by these investigators.

14) The nasal muscles of *Rana* seem to maintain a steady tension which changes little or none during the various phases of respiration.

15) Traces of the nasal muscles are to be found also in *Alytes*, *Hyla*, and *Bufo*, but among the forms investigated these muscles show the highest development in *Rana*. The degeneration of the nasal muscles in other forms is accompanied by the development of a bony support for the plica obliqua.

16) The development of the nasal muscles and of the external nasal gland of *Rana* resembles that of the homologous parts in *Triton*.



## Literature.

- 1) BERT, P., Des mouvements respiratoires chez les Batraciens et les Reptiles. *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*. 1869. VI<sup>ème</sup> Année.
- 2) ——— Leçons sur la physiologie comparée de la respiration. Paris 1870.
- 3) BETHGE, E., Das Blutgefäßsystem von *Salamandra maculata*, *Triton taeniatus* und *Spelerpes fuscus*; mit Betrachtungen über den Ort der Athmung beim lungenlosen *Spelerpes fuscus*. *Zeitschrift für wiss. Zoologie*. Bd. LXIII. 1898.
- 4) BORN, G., Über die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien. *Morpholog. Jahrbuch*. Bd. II. 1877.
- 5) ——— Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. *Morpholog. Jahrbuch*. Bd. V. 1879. pag. 136.
- 6) BRÉMOND, Expériences sur la respiration. *Histoire de l'académie royale des Sciences*. Paris 1741. Année 1739.
- 7) BRUNER, H. L., Ein neuer Muskelapparat zum Schließen und Öffnen der Nasenlöcher bei den Salamandriden. *Archiv für Anatomie und Physiologie*. *Anatom. Abtheilung*. 1896.
- 8) ——— New nasal muscles in the Reptilia. *Anatom. Anzeiger*. Bd. XIII. Nr. 7. 1897.
- 9) ——— Description of new facial Muscles in Anura, with new Observations on the Nasal Muscles of Salamandridae. (Abstract.) *Proceedings of the Indiana Academy of Science*. Indianapolis 1897. Reproduced in: *Anatom. Anzeiger*. Bd. XV. 1899.
- 10) CAMERANO, L., Ricerche anatomo-fisiologiche intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni. *Libreria della Acad. della sci.* Torino 1894.
- 11) CARUS, *Lehrbuch der vergleichenden Zootomie*. 1834.
- 12) COLLAN, ALEX., Jemförande Anatomisk Beskrifning öfver Muskelsystemet hos Paddan (*Bufo cinereus* Schneider).
- 13) CUVIER, G., Ossemens fossiles. *Atlas II*.
- 14) ——— Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Übersetzt von FRORIEP und MECKEL. Leipzig 1809—1810. Bd. IV.
- 15) DUGÈS, A., Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens. Mémoires présentées à l'Académie royale des sciences. Paris 1835. Tome VI.
- 16) ECKER und WIEDERSHEIM, Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864—1882. Theil I in 2. Aufl. 1887.
- 17) FISCHER, J. G., Anatomische Abhandlungen über die Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg 1864. Erste Abhandlung. Dritter Theil.
- 18) FLEMMING, WALTER, Über Formen und Bedeutung der organischen Muskelzellen. *Zeitschrift für wiss. Zoologie*. Bd. XXX. Suppl. pag. 466—473.
- 19) GAUPP, E., ECKER's und WIEDERSHEIM's Anatomie des Frosches. III. Aufl. Bearbeitet von GAUPP. 1896.
- 20) ——— Zur Lehre von dem Athmungsmechanismus beim Frosch. *Archiv für Anatomie und Physiologie*. *Anatom. Abtheilung*. 1896.

- 21) GAUPP, E., Mittheilungen zur Anatomie des Frosches. IV. Über die angeblichen Nasenmuskeln des Frosches nebst Bemerkungen über die »Hautmuskeln« der Anuren überhaupt.
- 22) — Beiträge zur Morphologie des Schädels. I. Primordialcranium und Kieferregion von *Rana fusca*. Morphologische Arbeiten, Herausgegeben von G. SCHWALBE. Bd. II. 2. Heft.
- 23) HARO, Mémoire sur la respiration des Grenouilles, des Salamandres et des Tortues. Annales des sciences naturelles. Paris 1842. II. Serie. T. XVIII. Zoologie.
- 24) HEINEMANN, C., Über den Respirationsmechanismus der *Rana esculenta* und die Störungen desselben nach Durchschneidung der Nervi vagi. VIRCHOW's Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie. 1861. Bd. XXII.
- 25) — Über nicht der Lungenrespiration dienende, sogenannte »oscillatorische« Kehlbewegungen bei Amphibien, Reptilien und Vögeln. PFLÜGER's Archiv für die gesammte Physiologie. 1884. Bd. XXXIV.
- 26) HERHOLD, Sur la manière de respirer de Grenouilles. Bulletin de la Société philomatique. 1800—1802. Ann. VII. T. II.
- 27) HOFFMANN, BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Amphibia.
- 28) HOLL, M., Zur Anatomie der Mundhöhle von *Rana temporaria*. Sitzungsberichte der kais. Akademie der Wissenschaften. 1887. III. Abtheil.
- 29) KLEIN, Beiträge zur Anatomie der ungeschwänzten Batrachier. Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg. VI. Jahrg. Stuttgart 1850.
- 30) LAURENTI, Synopsis Reptilium. Viennae 1768.
- 31) MALPIGHI, Opera posthuma. Londini 1697.
- 32) MARCACCI, A., L'asphyxie chez les animaux à sang froid. Archives italiennes de Biologie. Turin 1894. T. XXI. (Also in Atti della Società Toscana di scienze naturali à Pisa. 1894. Vol. XIII.)
- 33) MARTIN, H. NEWELL, The normal respiratory movements of the frog, and the influence upon its respiratory centre of stimulation of the opticlobes. The Journal of Physiology. 1878—1879. Vol. I.
- 34) MARTIN-SAINT-ANGE, J., Recherches anatomiques et physiologiques sur les organes transitoires et la métamorphose des batrachiens. Annales des sciences naturelles. Paris 1831. T. XXV.
- 35) MAURER, F., Blutgefäße im Epithel. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXV. 1897.
- 36) PANIZZA, Observations zootomico-physiologiques sur la respiration chez les grenouilles, les salamandres et les tortues. Annales des sciences naturelles 1845. III. Série. Zoologie. T. III.
- 37) PARKER, W. K., On the structure and Development of the Skull in the Urodelous Amphibia. Part I. Phil. Trans. London 1877.
- 38) — On the Structure and Development of the Skull in the Urodeles. Tr. Zool. Soc. 1882.
- 39) — On the Structure and Development of the Skull in the common Frog. Phil. Trans. London 1871.
- 40) RATHKE, H., Anatomisch-philosophische Untersuchungen über den Kiemenapparat etc. Riga 1832.
- 41) RIESE, H., Beiträge zur Anatomie des *Tylototriton verrucosus*. Zoolog. Jahrb. Bd. V. 1891.

- 42) SANDERSON, BURDON, Handbook for the physiological laboratory. London 1873.
- 43) SCHULZE, F. E., Über die inneren Kiemen der Batrachierlarven etc. I., II. Abth. Abh. Akademie Berlin 1888 und 1892.
- 44) SCHWAMMERDAM, Tractatus physico-anatomico-medicus de respiratione usque pulmonum etc. Lugduni Batavorum 1679. Ed. alt. 1738.
- 45) SEYDEL, O., Über die Nasenhöhle und das JACOBSON'sche Organ der Amphibien. Morphol. Jahrbuch. Bd. XXIII. 1895.
- 46) STANNIUS, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. Berlin 1854.
- 47) TOWNTON, R., Observationes physiologicae de amphibiiis. Pars prima. De respiratione. Göttingae 1794.
- 48) — Partis primae de respiratione continuatio. Göttingae 1795.
- 49) VAILLANT, L., Anatomie de la Sirene lacertina. Annales des sciences naturelles. IV. série. Zool. 19.
- 50) VOLKMANN, A. W., Von dem Bau und den Verrichtungen der Kopfnerven des Frosches. MÜLLER's Archiv. 1838.
- 51) WEDENSKII, M., Über die Athmung des Frosches (*Rana temporaria*). PFLÜGER's Archiv für die gesammte Physiologie. Bonn 1881. Bd. XXV.
- 52) WIEDERSHEIM, R., Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Jena 1893. 3. Aufl.
- 53) — Das Kopfskelet der Urodelen. Morphol. Jahrbuch. Bd. III. 1877. pag. 480.
- 54) — Die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien und die Glandula intermaxillaris der Anuren. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. 1876. Bd. XXVII.
- 55) WILDER, H. H., A contribution to the anatomy of *Siren lacertina*. Zool. Jahrb. Abtheilung für Anatomie und Ontogenie. pag. 684. Bd. IV. 1891.
- 56) ZENKER, Batrachomyologia. Dissertatio inauguralis anatomica-physiologica etc. Jena 1825.

## Explanation of Terms used in the Figures.

### Plate XVII and XVIII.

*A.n.e.* Apertura naris externa,  
*C.* Cartilaginous nasal capsule,  
*C.a.* Cartilago alaris,  
*C.i.* Cavum inferius,  
*C.m.* Cavum medium,  
*C.mx.* Cavum maxillare,  
*C.o.* Cartilago obliqua,  
*C.s.* Cavum superius,  
*D.gln.e.* Ductus of the glandula nasalis externa,  
*D.nl.* Ductus naso-lacrymalis,

*F.d.* Fenestra dorsalis,  
*F.l.* Fenestra lateralis,  
*F.rl.* Fenestra rostro-lateralis,  
*Fos.s.m.* Fossa subrostralis media,  
*Fr.* Os frontale,  
*Gli.i.* Glandula intermaxillaris,  
*Gli.l.* Glandula intermaxillaris pars lateralis,  
*Gli.m.* Glandula intermaxillaris pars media,  
*Gln.e.* Glandula nasalis externa,

|   |  |
|---|--|
| <i>Int.</i> Intermaxillare,                           | <i>N.</i> Nasal cavity,                            |
| <i>Int.fac.</i> Pars facialis of the Intermaxillare,  | <i>Nas.</i> Os nasale,                             |
| <i>Int.pal.</i> Pars palatina of the Intermaxillare,  | <i>Pl.o.</i> Plica obliqua,                        |
| <i>Int.dent.</i> Pars dentalis of the Intermaxillare, | <i>P.t.</i> Planum terminale,                      |
| <i>Intr.</i> Os intranasale,                          | <i>P.s.</i> Pulvinar subrostrale,                  |
| <i>L.i.</i> Lamina inferior,                          | <i>P.m.d.</i> Pars mentalis of the dentale,        |
| <i>L.s.</i> Lamina superior,                          | <i>Pf.</i> Prefrontale (= Lacrymale BORN),         |
| <i>M.c.n.</i> Musculus constrictor naris,             | <i>Pr.p.i.</i> Processus praenasalis inferior,     |
| <i>M.d.n.</i> Musculus dilatator naris,               | <i>Pr.p.s.</i> Processus praenasalis superior,     |
| <i>M.d.n.a.</i> Musculus dilatator naris accessorius, | <i>S.</i> Loose syndesmoses (permitting movement), |
| <i>M.l.s.</i> Musculus labialis superior,             | <i>S.m.</i> Sulcus marginalis,                     |
| <i>M.s.</i> Musculus submentalialis,                  | <i>Sept.nas.</i> Septum nasale,                    |
| <i>Mck.</i> MECKEL's cartilage,                       | <i>Sol.nas.</i> Solum nasale,                      |
| <i>Mx.</i> Os maxillare,                              | <i>Tect.nas.</i> Tectum nasale,                    |
| <i>Mx.fac.</i> Pars facialis of the maxillare,        | <i>T.</i> Turbinal prominence,                     |
| <i>Mx.dent.</i> Pars dentalis of the maxillare,       | <i>T.c.</i> Turbinal cartilage,                    |
|   | <i>V.</i> Vomer,                                   |
|   | <i>V.c.s.</i> Vestibule of the cavum superius.     |

## Description of Figures.

- Fig. 1. Frontal section through the caudal half of the nasal muscle thickening of *Salamandra maculosa*. Magnified 15 diameters. The section includes the musculus dilatator naris (*M.d.n.*) and the peripheral portion of the median end of the constrictor naris (*M.c.n.*). Between the dilatator naris and constrictor naris on the one hand, and the dilatator naris accessorius (*M.d.n.a.*) on the other, lie the tubules of the glandula nasalis externa (*Gl.n.e.*).
- Fig. 2. From *Salamandra maculosa*. Magnified 15 diameters. Frontal section near the posterior end of the musculus dilatator naris (*M.d.n.*), and through the opening of the ductus naso-lacrymalis (*D.nl.*) into the nasal cavity. Outside of the duct lie tubules of the glandula nasalis externa, which are covered by the facial portion of the maxillare.
- Fig. 3. From *Salamandra maculosa*. Magnified 15 diameters. Frontal section through the turbinal prominence which is supported by the turbinal cartilage (*T.c.*); the last is formed by the thickening and bending inward of the lateral portion of the planum terminale. The ductus naso-lacrymalis is passing through the prefrontale.
- Fig. 4. From *Desmognathus fusca*. Enlarged 22 diameters. Frontal section through the posterior part of the fenestra rostro-lateralis, which is here occupied by the os intranasale (*Intr.*). The relations of the caudal parts of the dilatator naris (*M.d.n.*) and dilatator naris accessorius (*M.d.n.a.*) are also shown.



- Fig. 5. From *Desmognathus fusca*. Enlarged 22 diameters. Frontal section through the turbinal prominence (*T.*) close behind the origin of the musculus dilatator naris.
- Fig. 6. From *Amblystoma tigrinum*. Magnified 10 diameters. Frontal section through the caudal part of the fenestra rostro-lateralis (between *C.o.* and *C.l.*), including the opening of the ductus naso-lacrymalis (*D.nl.*) into the nasal cavity. In the section is shown also the intranasale (*Intr.*), divided by the lacrymal duct into two arms, from the more median of which arises the musculus dilatator naris (*M.d.n.*).
- Fig. 7. Diagram to illustrate the arrangement of the nasal muscles of the *Salamandrina* and their relations to the cartilaginous nasal capsule. In *Amblystoma*, *Desmognathus* and *Plethodon* the intranasale lies in the caudal part of the fenestra rostro-lateralis, just in front of the ductus naso-lacrymale (*D.nl.*).
- Fig. 8. Diagram of the nasal muscles of *Rana fusca*. The cartilago obliqua terminates free behind and is bent strongly forward at its ventral end, so that a line from the external nasal opening to the anterior angle of the planum terminale becomes almost vertical. Such a line represents approximately the axis of the plica obliqua, which in *Rana* contains at its lower end the musculus dilatator naris (*M.d.n.*), and above connective tissue (*C.t.*). Directly in front of the planum terminale lies the lateral arm of the intranasale, beneath which the ductus naso-lacrymalis opens into the nasal cavity. The caudal part of the cartilago alaris (*C.a.*), which naturally strikes against the plica obliqua, has been removed.
- Fig. 9. From *Rana fusca*. Magnified 12 diameters. Longitudinal vertical section through the apertura naris externa. The section passes through the plica obliqua (*Plo.*), and includes that portion of the musculus dilatator naris (*M.d.n.*) which arises from the lamina inferior (*L.i.*). In the upper lip is shown the musculus labialis superior.
- Fig. 10. From *Rana pipiens*. Magnified 10 diameters. Oblique frontal section through the nasal region, to illustrate the arrangement of certain parts of the mechanism for opening and closing the external nares; supplementary to Fig. 13. In the section the lower jaw lies in place in the sulcus marginalis. The plane of the section passes through the fossa subrostralis media, the facial processes of the two intermaxillaria (*Int.fac.*), and the tuberculum praelinguale. The last is formed by the two exposed ends of MECKEL's cartilage (*Meck.*), which are united in the middle line by a loose syndesmosis (*S.*). A similar syndesmosis exists in the middle line between the palatine portions of the two intermaxillaria, and also on each side between the pars dentale of the intermaxillare and the maxillare (indicated also by *S.*). The figure shows the relation of the processus praenasales superiores to the facial processes of the intermaxillaria.
- Fig. 11. From *Rana esculenta*. Magnified 12 diameters. Frontal section through the apertura naris externa and the upper portion of the plica obliqua (*Plo.*), to show the relations of the anterior part of the musculus constrictor naris (*M.c.n.*). The principal part of the muscle lies in the median margin of the nasal opening, but below this part small bundles

of fibers (*f.*) insert under the epithelium of the lateral surface of the plica obliqua (*Pl.o.*). Isolated bundles of smooth muscle fibers radiate from the wall of the vestibule of the cavum superius (*V.c.s.*), as indicated by the letter *b*. In the upper lip the musculus labialis superior (*M.l.s.*) is shown.

- Fig. 12. From *Rana fusca*. Magnified 12 diameters. Frontal section through the mm. constrictor naris and dilatator naris. The former is cut through its posterior half and shows below the scattering bundles which arise about the glandula nasalis externa. The dilatator naris is cut longitudinally, but not directly through the axis, so that the upper part of the plica obliqua is not contained in the section. The musculus labialis superior shows as in Fig. 11.
- Fig. 13. From *Rana fusca*. Magnified 20 diameters. Horizontal section through the cartilago alaris (*Ca.*) and the dorsal end of the plica obliqua (*Pl.o.*). The relations which provide for the impact of the cartilago alaris against the plica obliqua during the closing of the external naris are clearly shown. The weak ventral part of the musculus constrictor naris (*M.c.n.*) is included in the section.
- Fig. 14. From *Rana fusca*. Magnified 20 diameters. Horizontal section passing through the ventral parts of the plica obliqua (*Pl.o.*), and showing the relations of the dilatator naris (*M.d.n.*) to the intranasale (*Intr.*) and to the incurved margin of the planum terminale (*P.t.*). The ductus naso-lacrymalis (*D.nl.*) passes forward beneath the glandula nasalis externa (*Gl.n.e.*) and the caudal arm of the intranasale, and opens into the cavum medium (not shown in section).
- Fig. 15. From *Bombinator igneus*. Magnified 12 diameters. Frontal section behind the external naris, to show the relations of the intranasale, a process of which lies in the plica obliqua (*Pl.o.*). The musculus labialis superior is seen in the upper lip.
-

## C o n t e n t s.

|   | page |
|---|------|
| Introduction . . . . .  | 317  |
| I. The respiratory mechanism of amphibians with lungs . . . . .                                       | 318  |
| II. The mechanism for closing the external nares in Salamandrina . . . . .                            | 319  |
| 1. General anatomy . . . . .  | 319  |
| 2. The nasal muscles . . . . .  | 321  |
| 3. The nasal muscles and the glandula nasalis externa . . . . .                                       | 325  |
| 4. Development of the nasal muscles and the glandula nasalis externa . . . . .                        | 328  |
| III. The closing of the mouth and external nares in Anura . . . . .                                   | 330  |
| 1. The mechanism for closing the mouth in Rana . . . . .  | 331  |
| a) The structure of the jaws . . . . .  | 331  |
| b) Description of a new muscle in the upper lip . . . . .   | 332  |
| c) Function of the various parts of the mechanism . . . . .   | 333  |
| 2. The mechanism for closing and opening the external nares in Rana . . . . .                         | 337  |
| a) General anatomy of the region adjoining the external nares . . . . .                               | 337  |
| b) Description of new nasal muscles . . . . .   | 340  |
| c) The intermaxillary apparatus employed in closing and opening the external nares . . . . .          | 342. |
| d) Function of the various parts concerned in the opening and closing of the external nares . . . . . | 343  |
| 3. Homology of the nasal muscle of Rana . . . . .   | 348  |
| a) The nasal muscles of Rana and Triton . . . . .   | 349  |
| b) The muscles of the older authors . . . . .   | 350  |
| 4. The nasal muscles in other species of Anura . . . . .  | 353  |
| 5. The development of the nasal muscles and of the glandula nasalis externa in Rana fusca . . . . .   | 354  |
| IV. General remarks and conclusions . . . . .   | 354  |
| Literature . . . . .  | 358  |
| Explanation of Terms used in the Figures . . . . .  | 360  |
| Description of Figures . . . . .  | 361  |

# The finer Anatomy of the Nervous System of *Myxine glutinosa*.

By

**Dr. John F. Holm**

(Zoatomical Institute, University of Stockholm).

---

With plates XIX—XXII.

---

The anatomy of the brain of *Myxine* has, during many years, formed a subject for scientific research on account of the low place *Myxine* takes in the system and its apparent dissimilarity to all other fish brains, those of the *Bdellostomae* of course excepted. Even the *Petromyzontidae*, though in many particulars closely related to the *Myxinoidae*, have a very much higher brain development. *Amphioxus* alone, if its place in the system as a true cordate remains undisputed, is the only vertebrate whose brain stands on a lower degree of development and on a stadium which, according to the recent researches of PRICE (32) and B. DEAN (5 and 6), may be considered similar to the state of development which exists in very young embryos of *Bdellostomae*.

Already as far back as 1822, ANDERS RETZIUS (36) published an account of the surface anatomy of the brain of *Myxine* and of its peripheral nerves. Some sixteen years later, JOHANNES MÜLLER (27) in his work »Vergleichende Neurologie der *Myxinoidae*« gave an excellent account of the centrifugal distribution of the cranial nerves, as well as a description of the macroscopical anatomy.

Since then W. MÜLLER (28 and 29) has given some details relating to the ventricular system, G. RETZIUS (38) a modern and complete macroscopical anatomy of the brain and the cranial nerves, as well as a description of the Infundibulum and Hypophysis (39,)



and SANDERS (41) published 1894 a small monograph on the nervous system which gives us some histological details of the brain.

The histology of the spinal cord has had the special attention of NANSEN (31) and G. RETZIUS (37), the neuroglia has been studied by ERIK MÜLLER (30) and the question of the pineal eye by BEARD (4) and STUDNICKA (45).

In the present work I shall confine myself to the microscopical anatomy and the histology of the nervous system, as the peripheral nerves and the macroscopical anatomy have already been exhaustively treated.

### Material and Methods.

I obtained Myxine direct from the Royal Academy of Science's Biological station at Kristineberg, on the west coast of Sweden, and either fixed and hardened the objects here in Stockholm, or got them fixed at the station. Besides Myxine I have had one head of *Bdellostoma*.

The fixing fluids used have been

Formol-Bicromate  $\left\{ \begin{array}{l} 4\% \text{ solution Bicromate } 100 \text{ g} \\ \text{Commercial Formol } 10 \text{ g} \end{array} \right.$

or 4% Bicromate solution alone, ERLICK's fluid, KULTSCHITZKY's fluid and Osmium-Bicromate solution for GOLGI preparations, ZENKER's fluid and Formol Alcohol.

The brain was either dissected out of the head or the head fixed in toto after removal of unnecessary parts.

A great number of staining methods were tried; amongst others staining with ERLICK's haematoxylin and Eosin in toto according to HIS, with Para-carmin in toto and after-staining with Bleu de Lyon, staining in toto with Iodide of Palladium according to Paladino, section staining with the Haematoxylin method of WALTERS and the Iron-haematoxylin method of HEIDENHAIN. The GOLGI crom-silver impregnation was used in the double and treble modification according to RAMÓN Y CAJAL, either on the brain in its capsule or on those where the capsule had been removed.

The best results were obtained in the following manner; as soon as the animals arrived the heads were cut off and the brains removed and put into the above-mentioned Bricromate-Formol solution for 60 hours, nitrate of silver solution (0,7%) for the same time, the ordinary Bicromate-Osmium mixture for 48 hours and finally silver solution for five or six days.

The GOLGI treated brains were directly transferred to Alcohol Absolutus, ether-alcohol, thick celloidin, and as soon as possible hardened in chloroform, cleared and cut in the way recommended by FISH. His method is excellent for GOLGI preparations which may be mounted directly and which do not require any after treatment.

In cutting the brains in their capsules, care must be taken to paint each section with a photoxylin solution before it is cut, as otherwise the brain substance will generally get torn from the rest and defective sections result. Celloidin imbedding will also be necessary when the brain is cut in its capsule, as the cartilage contained in the latter is too hard to be cut in paraffin, but in the case of brains which have been removed from their surroundings, paraffin imbedding was used in all cases except with GOLGI preparations.

The method of WEIGERT is of course of no avail in *Myxine*, as this animal has no medullated nerve-fibres, but the Iron-haematoxylin method of HEIDENHAIN, in the way used in this investigation and hereafter described, has given me excellent results.

The object was hardened in KULTSCHITZKY's fluid and transferred without washing into Alcohol of 90%, from that to Alcohol Absolutus, imbedded in paraffin in the usual way, cut, and the sections mounted on the slides with Aqu. Dist. After the removal of the paraffin the sections remained in the Iron-Alum solution for 1½ hours, were then washed in repeated washes of Aqu. Dist. and transferred to the Haematoxylin solution for 24 hours. The differentiation takes place in the usual way, but care must be taken not to let it proceed too far.

If the staining has succeeded perfectly, the large nerve-cells and their processes are stained black or dark gray, the entering motor nerves define themselves from the surrounding tissue and, where the sections are cut on a suitable level, are easily followed to the ganglion cells from which they issue.

The commissures of the brain and spinal cord are distinctly shown by the same method and the sensory nerves, even if not so distinctly stained as the motor ones, may be followed for relatively long distances.

As regards the commissures of the brain, still more distinct results were obtained in some cases by the WALTERS haematoxylin method.

### The ventricular system.

The remnants of this system are of very insignificant dimensions; I have found that they vary considerably in the different individuals of *Myxine* and it is easy to understand that earlier investigators doubted the existence of any ventricular system at all; ANDERS RETZIUS (36) considered the brain of *Myxine* to be entirely devoid of anything of the kind; JOHANNES MÜLLER (27) believed that beyond the sinus rhomboidalis and the cavity situated between the upper and inner fasciculi of the Pedunculi cerebri no cavities were to be found; WILHELM MÜLLER (28, 29) states that the anterior part of the Thalamencephalon contains the remains of the rostral part of the 3<sup>rd</sup> ventricle and which according to its position relatively to the optic nerve ought to be homologous with the Trigonum cinereum. This cavity should extend upwards and by an archiform canal communicate with the Infundibulum. In his other publication we get some additional knowledge on the subject; he found 0,5 mm below the surface of the Mesencephalon a 0,03 mm wide cavity which communicated in caudal direction with the sinus rhomboidalis, ending rostrally blind in the middle of the Mesencephalon and having all along a coating of cylindrical epithelium. From the end of this cavity he could follow a fine line studded with cell nuclei and he supposed that they indicated the direction in which the ventricles had gone. A fissure opens one millimeter below this point and widens towards the base of the brain.

The infundibular cavity shows a triangular form both in transverse and sagittal sections.

G. RETZIUS (38) describes the ventricular system in the same way as W. MÜLLER, but he found the foremost remnant of the 3<sup>rd</sup> ventricle isolated. He says: »On sagittal sections of the *Myxine* brain one meets in the anterior and ventral region a small medially situated, isolated cavity, which perhaps is identical with the formation W. MÜLLER describes and calls Trigonum cinereum.

This cavity is probably a remnant of the 3<sup>rd</sup> ventricle. He finds (39) the glanular part of the infundibular process always separated from the rest by a thin lamin of connective tissue and considers this glanular part alone homologous to the hypophysis. From the infundibular cavity he finds two canals that run laterally on each side into the base of the brain.

SANDERS (41) description agrees on the main points with those

of W. MÜLLER and RETZIUS, but he does not seem to have seen the remnant of the 3<sup>rd</sup> ventricle described by W. MÜLLER as Trigonum cinereum.

I have found that the ventricles in *Myxine* are in a different state of reduction in different individuals and in single individuals a nearly complete and communicating system remained.

Any supposition that the brain should have originally been solid is removed through the researches of DEAN (4), PRICE (32) and KUPFFER (23). DEAN states that the brain of young embryos of *Bdellostoma* is of distinct tubular structure and differs little in calibre from the spinal cord up to a relatively late period in its development. PRICE came to the same result with one of his embryos.

We will now turn our attention to the ventricular system as I have found it in the individuals where it was least reduced. — When the central canal enters the Medulla oblongata from the spinal cord it changes the dumb-bell likeness it possesses in transverse section to a more oval-wedge form. Its dimensions at the posterior end of the Medulla are 112  $\mu$  in height and 28  $\mu$  in width. On the level of the Vagus nerve it widens a little and its height is then 130  $\mu$ , width 37  $\mu$ . It now becomes gradually larger and more circular; on the level of the Acusticus the height remains the same, but the width has increased to 75  $\mu$  and it increases in size until the level of the anterior end of the acoustic ganglion is reached, when it is 180  $\mu$  high and 90  $\mu$  broad. There it divides suddenly into two canals, one upper and one lower, both of an oval form and 55  $\mu \times 20 \mu$  in size. Both soon become circular in form, the lower one increasing in size and the upper diminishing as the canals continue forwards. The upper one is nearly obliterated, but can be followed into the Tectum opticum, where the canal is once more found wider and it finally enters the rhomboidal cavity of the brain. The lower canal widens gradually, bends somewhat downwards and emerges into the same cavity. All these canals are lined with endothelium. SANDERS describes a canal without endothelium in the Medulla and which should end in Fossa rhomboidalis. I have not been able to find this cavity in the way it is described by him, but sometimes I have seen in the posterior part of the Medulla oblongata, a little above the central canal, a cavity devoid of endothelium. It is doubtful if the cavity SANDERS observed in the Medulla and which is devoid of endothelium has anything at all to do with the ventricular system, but may be a bloodvessel which has been widened



by the release of pressure when the animals were taken from the deep. The Fossa rhomboidalis varies in form to a certain extent and where it is most developed will be found to project deep down towards the base of the brain (Fig. 4 pl. XIX). It sends one canal in rostral direction towards the Gang. haben. and one upwards which afterwards divides into two and enters the Tectum opticum of the Mesencephalon. In some individuals the canal first mentioned, which is generally considered homologous with *Aquaeductus Sylvii*, is not entirely obliterated but may be followed below the Gang. haben. (Fig. 1 *G.h.*), where, after widening into a small cavity (Fig. 2), the canal bends into right angle towards the base of the brain. After about two thirds of the distance towards the base another canal leaves this one and leads in straight line and rostral direction to the Trigonum cinereum, which is thereby connected with the ventricular system. This last canal is not uncommon and it has existed in at least half the brains investigated. I call this canal »*Canalis connectens*« and the vertical which gradually widens towards the base of the brain and enters the infundibular cavity »*Canalis ventriculi terti*«. This cavity has been described by G. RETZIUS (39) who was the first to discover those peculiar lateral canals which lead horizontally from the infundibular cavity into the base of the brain. A horizontal section on the level of these canals through the base of the brain shows the infundibular cavity in the form of a triangle, but its sides are not quite straight, having a slightly concave form. One corner of the triangle is situated medially and rostrally, the other two corners laterally and caudally. From these latter two corners the canals mentioned run in a lateral direction and curve slightly rostrally. They nearly reach the surface of the brain and are as a rule only separated from the cranial cavity through a thin lamina of nervous matter; in one case I could not find any nervous lamina at all, but found the canal open into the cranial cavity, only separated by a very thin membrane.

The »*Canalis connectens*« runs in nearly straight angle to the »*Canalis ventriculi terti*« in rostral direction; it is generally somewhat curved upwards, but not so much as to prevent the whole canal being seen in a single section. All these cavities and canals are lined with endothelium. The arrangement of the ventricular system resembles much more that which is found in embryos of a certain development of *Torpedo* than anything found in *Petromyzon*. Looking at a sagittal section of a *Torpedo* embryo of 50 mm length

as figured in EDINGER (7) we find a somewhat similar arrangement of the aqueduct and »Canalis ventriculi terti«, the »Canalis connec-tens« is, however, absent, as is the case in many individuals of *Myxine*. Taking a sagittal section of a still younger embryo of *Torpedo*, as for instance, one of 30 mm as figured by EDINGER (7) it is easy to see that allowing the communication between the infundibular region and the »Recessus praeopticus« to remain during the solidification of the brain we get a figure very similar to that I have found in *Myxine*.

The entire absence of a Cerebellum may be explained by a fact that is pointed out by EDINGER (8) and others, that the size of the Cerebellum is dependant on the swimming prower of the different species. *Myxine* is probably developed from ancestral forms that never have had more than crawling power and it has since remote geological periods existed under similar conditions to those of the present day, viz., creeping about the bottom of the sea in the mud, living on refuse of dead bodies of fishes, etc. This movement may be performed entirely automatically and any organ regulating coordinate movements would be unnecessary. In the dorsal aspect four double divisions of the brain are seen. The brain is divided longitudinally in two lateral parts by a fissure, each part divided transversely in four lobes by three pairs of fissures. The first pair of fissures runs in a somewhat rostral direction; the second pair laterally and caudally and the third again in a somewhat rostral direction.

G. RETZIUS (38) considers the first division homologous to the »Riechhirn« or Lobus olfactorius as already found by A. RETZIUS (36) and J. MÜLLER (27); the second division homologous with »Vorderhirn«. The third should be the »Mittelhirn« or Mesencephalon. He finds it more difficult to identify the fourth division, but, like J. MÜLLER, considers it probable that it should be homologous with the »Hinterhirn« or Cerebellum, only he finds it peculiar that it is so highly developed in *Myxine* when it is so little developed in *Petromyzon* and considers it impossible to definitely solve the question without the aid of the development. SANDERS (41) found that the brain shows very slight indications of divisions into parts. He recognises rostrally the olfactory lobes, separated by a shallow transverse furrow from the Cerebrum behind. Longitudinally the Cerebrum passes without division into a pair of tuberosities behind, which should be in a corresponding position to the Tubercula intermedia of GOTTSCHÉ. He finds situated between these two lobes a

ganglion which is considered most probably homologous with the »Ganglion habenulae« but which he thinks could possibly be equal to the *Tori longitudinalis* of the *Teleostei*. Behind the *Tubercula intermedia* and separated from them by a deeper depression and a central pit, another pair of tuberosities are found situated in a corresponding position to the *Corpora bigemina* and are embraced laterally by a pair of converging processes going in a backward direction; these belong to the *Medulla oblongata* and represent the *Corpora restiformia*. He recognises the entire absence of the *Cerebellum*.

In describing the divisions in the brain of *Myxine* I use the terminology adopted in QUAIN'S *Anatomy*, part I and not that for our object unnecessarily complicated one invented by HIS, which is contained in his »*Nomina Anatomica*«.

#### Olfactory region and Thalamencephalon.

If we look at a horizontal section through the brain of *Myxine*, taken close to the dorsal surface, Fig. 5, we find rostrally a conglomeration of olfactory glomeruli, the *Stratum glomerulorum*, in close contact posteriorly to a layer of gray matter consisting of small nerve cells. This area corresponds to the first division of the brain, the gray matter being homologous to the *Stratum griseum*, the whole division being all that exists of the *Prosencephalon*. Further caudally a group of cell nuclei appear which belong to the next division of the brain, called by SANDERS »the *Cerebrum*«, by RETZIUS »*Vorderhirn*«. This part of the brain contains the third ventricle, the hypophysis, in its caudal end the *Ganglion habenulae* are situated, the cell nuclei correspond to the optic thalami and the whole division to the *Thalamencephalon*. The next two divisions belong to the *Mesencephalon* and have one pair of cell nuclei each, the rostral pair corresponding to the *Nucleus praetectalis* and the posterior to the *Corpus quadrigeminum posterius*.

The researches of DEAN (6) on the development of *Bdellostoma* seem to confirm the opinion that both divisions should be considered as belonging to the *Mesencephalon*, as he states that »In the matter of the topography of the brain, the most extraordinary character is easily the great length of what is provisionally regarded as the mid-brain«.

From the bottom of the median groove and between the Thalam-

encephalon and Mesencephalon the Ganglia habenulae are found projecting dorsally (Fig. 5 *G.h.d* and *G.h.s*), the left ganglion being partly situated in an anterior position to the right; they are elongated in horizontal section and have probably obtained their peculiar relative position and elongated form by lack of space inside the capsule during the late development of the brain. Those parts of the ganglia which project into the brain are in too close contact with each other for any separating space to be shown between them.

In horizontal section the ganglion shows a rhomboidal shape (Fig. 6 and 7), in transverse, that of a wedge, point downwards. This ganglion has already been described by A. RETZIUS (36) as a round, single body and he identifies it with Glandula pinealis; SANDERS (41) likewise describes this formation as single, but G. RETZIUS (38) has recognised its duplex nature. Like RETZIUS, I have not been able to find any sign of Epiphysis or the strings which project from the ganglion as in *Petromyzon*.

The olfactory lobe shows the same arrangement as that found in higher animals. RETZIUS succeeded in following the olfactory fibre into the characteristic glomeruli in GOLGI preparations and my results with Iron-haematoxylin preparations confirm this view. These olfactory glomeruli are studded over the rostral surface of the brain in a thin layer generally two or three thick. In horizontal sections they commence to be visible dorsally along the rostral part of the fissure that separates the olfactory lobes (Fig. 5 and 6) and disappear from the following sections for some time (Fig. 7), but in the lower half of the frontal surface they reappear and are found in ventral direction below the Trigoneum cinereum.

In a horizontal section of the Bulbus olfactorius we recognise different strata; — rostrally the stratum of the Fila olfactoria, then the Stratum glomerulorum and thirdly the Stratum griseum. This stratum is subdivided into two different strata in the higher animals, the Stratum moleculare and the Stratum of the mitral cells, but in *Myxine* it is impossible to find any subdivision, the mitral cells being close to the Stratum glomerulorum. Besides these strata there is described a fourth one in the higher animals, the Stratum of the medullary fibres. In *Myxine* no medullary fibres exist of course, but in the same position we find a layer of non-medullated fibres containing the olfactory tracts, separating the gray matter of the olfactory lobe from that of the next division of the brain, and, considering the same analogous to the stratum of the medullary



fibres, we find the arrangement of the anatomical elements in the olfactory bulb of *Myxine* agree in the main points with that existing in higher animals. Fig. 14 shows a section through the *Formatio bulbaris* from a GOLGI preparation. In the *Stratum griseum* behind the *Glomeruli* we find impregnated cells which in their form resemble the mitral cells described in higher animals. These are two somewhat different kinds of cells, one kind of somewhat oval shape (*ol.c* in the fig.) is situated quite close to the *Glomerulus*, sending one protoplasmatic process into the same, where it ends in a rich arborisation which fills it up. The axis-cylinder springs from the other pole and joins the olfactory tract. The other kind is generally situated at some distance from the *Glomeruli* and has usually more than one protoplasmatic process (*ol.c.*<sup>11</sup> fig. 14) which is seen entering a *Glomerulus*. I am unable to state whether more than one process stands in connection with a *Glomerulus*, as I have found very few cells of this kind impregnated; it has likewise been impossible to follow the axis-cylinders for any distance, but it is probable that it joins the olfactory tract, as that is the case with similar cells, for instance in the *Ol. bulb* of the frog (CAJAL). The *Fila olfactoria* enter the *Glomeruli* and end in an arborisation, as already shown by RETZIUS (38).

About the connection between the *Bulbus olfactorius* and other parts of the brain very little has been published as regards *Myxine*.

The only one who mentions the subject is SANDERS, who states that the transition from the olfactory lobe to the *Cerebrum* is quite gradual, that no distinct *crura* pass into the latter, but that there is a general drift of fibrils in a longitudinal direction. As regards other fishes the subject has been studied by HERRICK (19), FR. MAYER (25) and EDINGER (7) and in Mammals chiefly by R. J. CAJAL. HERRICK found that the olfactory arrangement in *Haploidenotus* should be similar to that of the *Reptilia*. The olfactory tracts should have two branches, the *Radix lateralis* should spring from the *Stratum glomerulorum* and pass along to a region of the brain which HERRICK (20) identifies with the *Lobus hippocampus*, but which part EDINGER (7), who has studied the subject further in fishes and reptiles, has given the name of *Epistriatum*, which name I have adopted. The other root, or the *Radix mesalis*, should spring from the central portion of the olfactory bulb, pass caudal and dorso-mesad to decussate in a ventral portion of the *Commissura anterior*. In *Myxine* I found the *Bulbus olf.* connected with other parts of the brain through

three different tracts, which spring intermingled from the Area olfactoria. One, the Tractus bulbo-epistriaticus, passes first along in a caudal direction mixed with the other two, turns abruptly in right angle laterally and enters a cell nucleus situated near the lateral surface of the brain, the Epistriatum. The Nucleus becomes less defined when approaching the ventral part and could perhaps be considered homologous with the Striatum itself, or it is perhaps more probable that the Striatum and Epistriatum are not differentiated from each other in *Myxine*. In higher animals there is found another connecting tract, the Tractus bulbo-corticalis, but there are naturally no traces of this to be found in *Myxine*, which is entirely devoid of any cortex or pallium.

The next nerve tract is the Tractus olfacto-habenularis, which connects the olfactory lobe with the Thalamencephalon. In the beginning this runs in a similar direction to the previous one and passes in straight line and in caudal direction to the Ganglia habenulae, which it enters. Part of the same at least seems to decussate in the Commissura habenularis and there is a drift of fibrils (which may be seen in stained preparations) from this commissure towards the cell nuclei of the Thalamus, from which cells they probably spring. I have not been able to demonstrate this last fact with the method of GOLGI, but as similar arrangement has been found by MAYER in *Ammocoetes* it is likely that the same arrangement exists in *Myxine*.

In sagittal sections stained with Haematoxylin according to WOLTERS, I have found a nerve tract which leaves the Ganglia habenulae, turning downwards and towards the lower part of the olfactory lobes. This is probably only an inferior branch of the Tractus olfacto-habenularis. The olfactory lobes are connected with each other through a commissure (or nerve tract) that passes first caudally to the Lamina terminalis, where it turns and passes in a rostral direction to the other lobe, the nerve tract thus obtaining a shape resembling a horseshoe.

This tract is rather difficult to demonstrate with ordinary stains, even Iron-haematoxylin not giving satisfactory results, but such are obtained by the Haematoxylin method of WOLTERS and by the GOLGI process. EDINGER (9) states that all parts of the brain that have any connection with the olfactory apparatus are in connection with the corresponding parts on the other side of the brain through powerful nerve tracts which all cross in one place in the median line, the

Commissura anterior. In reptiles and in *Cyprinus carpio* EDINGER (9) mentions a nerve tract corresponding to the one I described as connecting both lobes, to which tract he gives the name of *Ramus connectens lob. olf.* In the reptilian anterior commissure there are fibres crossing from the cortical olfactory centres and *Epistriatum* as well as the *Ramus connectens*. In *Myxine* the cortical tracts of the *Commissura anterior* are naturally absent, but I have also been unable to find signs of any tracts connecting the *Epistriata* either in stained or GOLGI preparations. It is, however, very possible that a connection may exist between the *striata* or *epistriata* through a commissure situated somewhat above and caudally to the *Chiasma nervorum opticorum* and probably homologous to the *Commissura postoptica superior* described by HALLER (17) in *Scyllium*. Part of the fibres passing through this commissure spread in a fanlike manner, most of them running in a dorsal and caudal direction towards the *Mesencephalon*, but some passing along towards the *striata* or *Epistriata* regions. Besides these fibres, this commissure includes those that spring from two ganglia situated one each side of the medial line in the *Hypothalamic region*. These *Ganglia hypothalamica* consist of small nerve cells, and in GOLGI preparations it is easy to follow the fibres from one ganglion to the other. The *Striatum* region is connected with the *Thalamus* by a nerve tract, the *Tractus strio-thalamicus*, that always exists in other vertebrates. This tract is not very well defined in *Myxine*, but can be seen as a diffuse fascicle emerging from the lower rostral region of the brain and running along towards the cell nuclei of the *Thalamus* (Fig. 16).

#### The cell-nuclei of the Thalamencephalon

are difficult to homologise with the nuclei in higher animals, but one of them is well defined and is in an analogous position to the *Nucleus rotundus* in other fishes. It is situated somewhat anteriorly and laterally to the *Ganglia habenulae* and descends far down into the brain (Fig. 16). This nucleus consists of bi- or tripolar cells (Fig. 15) a little larger than the cells generally found in the brain.

The *Nucleus rotundus* seems to be connected with different parts of the brain. It receives some fibres from the *Tractus strio-thalamicus* and some from the *Gang.* or *Commissura habenulae*. With the GOLGI method I have found in transverse sections fibres running from this ganglion which at first pass upwards, then turn laterally

and ventrally and enter the basal lateral region of the brain. It has been impossible to discover whether other fibres ramify amongst the diffusely distributed nerve cells of this region or if they spring from further caudally situated cells. The other nuclei of the Thalamus are difficult to homologise with those of higher animals, but one small and distinct one situated close to the rostral end of the Ganglia habenulae is in a position analogous to the Nucleus anterior in other animals and may possibly be homologous with the same.

I have not been able to find any distinct connecting tracts springing from this ganglion in *Myxine* as is the case in higher animals, where it is the origin of the fascicle of VIQ. D'AZYR or the Tractus thalamo-mamillaris. From the Tractum opticum the cell nuclei of the Thalamencephalon receive nerve fibres which run in a rostral and somewhat lateral direction, but they are not arranged in a distinct tract as is the case in higher animals, where the Tractus tecto-thalamicus connects the Tectum opticum with the Nucleus rotundus.

The Nervus opticus in *Myxine* exists in an exceedingly rudimentary state; in some specimens of the animal I have been unable to find any trace at all. JOHANNES MÜLLER (27) considered its existence doubtful, having only once found a single thread spring from the base of the brain, but in *Bdellostomae* he could easily demonstrate its presence. W. MÜLLER (28) has clearly demonstrated its existence, believing he had found a decussation of the fibres in the base of the brain and RETZIUS (38) agrees with this view. SANDERS (41) describes the nerve as consisting of connective tissue containing a few nerve fibres, and at the point where they join the brain there is a sort of confused vortex of fibres which looks as if it might possibly be the remains of a chiasma.

According to my own researches the description given by SANDERS (41) seems to be the most correct. The nerve on entering the brain seems to split up brushlike amongst an indefinite cluster of small nerve cells situated round the nerve entrance; the fibres from the two nerves do not seem to decussate, even if single fibres cross each other. The decussation W. MÜLLER describes, and of which the fibres should continue laterally and caudally, is evidently nothing else than the Commissura postoptica which I have described above. I doubt that the optic tract continues further than to the collection of nerve cells mentioned above and I have never been able to follow any fibres further.



### Mesencephalon.

With the exception of the Medulla oblongata the Mesencephalon is by far the largest part of the brain and consists of the two divisions situated between the Ganglia habenulae and the Medulla oblongata. The relatively large size of the Mesencephalon and Medulla is probably a very primitive feature, as in embryos of *Bdellostoma*, which is closely related to *Myxine*, the most extraordinary feature is the great length of the midbrain and Medulla (BASHFORD-DEAN [6]). Two different parts are discernible in the Mesencephalon of *Myxine*, one situated dorsally of *Aquaeductus Sylvi* and generally called *Tectum opticum* in the brains of lower animals on account of the fact that the endings of the nervous opticus are found there; the other situated ventrally of the *Aquaeduct*, the *Pars basalis mesencephalii*. According to SANDERS (41) the structure of the Mesencephalon of *Myxine* strongly resembles that of the »*Cerebellum*« as he terms the posterior part of the brain. He describes the structure as consisting of bipolar cells occasionally arranged in such a way that their long axis are directed perpendicularly to the outer surface, the cells sometimes placed so as to make rows of cells indistinctly discernible and the whole of the gray matter is bounded externally by a layer of smooth neuroglia. In some places towards the inner side of this layer the fibrils of the network form transverse, concentrically arranged bundles. In the *Teleostei* the anatomy of the *Tectum opticum* is described as being more complicated, and according to MAYER (26) there are no less than seven different layers to be seen. In a horizontal section through the *Tectum opticum* of *Myxine* two pairs of well-defined nuclei are seen, each pair corresponding to one division of the Mesencephalon. The anterior pair, or the *Nuclei praetectales*, are found in the rostral part of the Mesencephalon symmetrically to the middle line close to the *Ganglia habenulae*. They are of an oval form, the longer axis of the oval nearly parallel to the axis of the brain. They are rather large and leave only a relatively small layer of smooth neuroglia laterally, but a somewhat broader one caudally, which separates them from the other pair. The cells which constitute these ganglia have the same form and character as those I have described in the *Nucleus rotundus* but are not of quite the same size. According to EDINGER (9), this pair of nuclei are to be constantly found in lower vertebrates, but have not so far been found in the *Mammalia*. The

other pair, or the Corpora quadrigemina posteriora, are situated in the caudal division of the Mesencephalon. They are a little smaller than the other pair, but have the same form, are in their most dorsal part separated one from the other, but a little deeper they join each other in the middle line.

Towards the level of the Aquaeduct they commence getting less defined and are connected with the Nuclei praetectales through rows of cells, mostly along the median line. In the basal part of the Mesencephalon I have only found two distinct ganglia or cellnuclei, one of which, the Ganglion interpedunculare, is situated rostrally, close to the basal surface of the brain. It consists of small nerve-cells, some of triangular form, resembling the motorcells of the *Medulla oblongata* but much smaller, and, like them, they stain rather black with Iron-haematoxylin. The other ganglion, or »Anterior ganglion« as called by SANDERS, is situated just below, or on the level of, the Aquaeductus Sylvi, and consists of relatively large cells about half the size of the giant cells in *Petromyzon*, with which they are probably homologous. Their processes run caudally, as is the case in *Ammocoetes* (MAYER) and the processes join the Tractus tecto-spinales as the Müllerian fibres. MAYER (25) states that the giant cells which are found in the Mesencephalon and in the region of the cranial nerves in the *Medulla oblongata* of *Petromyzon* all have connection with the spinal cord and substitute functionally the ganglian groups in higher animals.

The Fasciculus retroflexus, or perhaps more correctly, the Fasciculi retroflexi, connect the Ganglia habenulae with the base of the Mesencephalon. SANDERS (41) describes them in *Myxine* as two bundles of fibres which pass downwards and backwards from the inferior side of the ganglion and terminate in a small accumulation of smooth neuroglia with nuclei scattered through it; in *Myxine* they did not seem to stop at the Ganglion interpedunculare but he could find them in sections cut more posteriorly. In *Petromyzon* AHLBORN (2) found the two fasciculi asymmetrical, the right one considerably stronger than the left; they pass towards the Ganglion interpedunculare, but AHLBORN has never seen any fibres enter this ganglion and does not believe it probable that such is the case.

MAYSER (26), in his work on the brain of the Teleostei, considers it unnecessary to divide the fascicle into two. The fascicle pierces the Commissura ansulata on its way, a small medial part of the fibres decussate before they lose themselves in the rostral

part of the Ganglion interpedunculare, the majority bend horizontally round the ganglion and decussate behind it. In the Elasmobranches EDINGER (7) finds the two fascicles equally strong and that they end in the Gang. interpedunculare, where the fascicle from one side should join with that from the other. HALLER (17) finds that the Fasciculus retroflexus obtains most of its fibres from the ganglion on the same side, but a small part is derived from the posthabenular region.

In Myxine there are two distinct different fasciculi, as may be easily seen in horizontal sections, where they present themselves as two small round discs placed one each side of the middle line. As the Ganglia hab. are placed one before the other the two fascicles run somewhat differently in the beginning.

The anterior Fasciculus retroflexus springs from the inner anterior part of the Ganglion habenulae anterior and passes obliquely and caudally along until it arrives below the Commissura posterior; here it bends and runs in a vertical direction (Fig. 16) towards the base of the brain.

The posterior fascicle springs chiefly from the inferior part of the Ganglion habenula pos. and passes in nearly straight line ventrally. In the lower half of their tract the two fascicles run parallel. They pass close to, and part of their fibres pierce, the Commissura ansulata in the same manner as described by MAYSER in the Teleostei.

HALLER states, as before mentioned, that the fascicles in Elasmobranches and Teleosts should receive a small part of their fibres from the posthabenular region, but in Myxine I have been unable to find any similar arrangements. Part of the fibres of the fascicles decussate before entering the basal part of the Mesencephalon, »Decussatio superior fasciculorum retroflexorum« and the two bundles separate and run laterally one each side of the Ganglion interpedunculare (Fig. 8) towards the ventral surface of the brain, where they bend in a caudal direction. Some of the fibres seem to continue straight down into the Medulla, but the majority decussate after a little while and are lost amongst the cells in the base of the brain. This last decussation I call »Decussatio inferior fasciculorum retroflexorum« to distinguish it from the former.

The Tectum mesencephali has connection caudally with the Medulla oblongata et spinalis through the Tracti tecto-spinales et bulbares. These mighty strokes run along ventrally to the central

canal of the cord and enter the base of the Mesencephalon, then turn straight upwards, where they spread in a fanlike way and lose themselves amongst the cellnuclei of the Tectum opticum.

Besides the two decussations already mentioned as existing in the Mesencephalon of *Myxine* I have recognised three commissures.

The Commissura posterior is situated close behind the Ganglia habenulae and is rather voluminous but not distinctly defined. MAYSER (26) in Teleosts and HALLER (17) in *Mustelus* describes this commissure as consisting of two kinds of fibres, one part of the commissure having thick ones, the other part fine. In *Myxine*, however, only one kind of fibres are to be seen and they seem to connect both sides of the anterior Mesencephalon; if any fibres are collected from the longitudinal tracts as is the case in *Mustelus* I am unable to say, as I could not obtain any successful impregnations of this part of the brain with the GOLGI method.

The Commissura ansulata or as it perhaps more correctly ought to be called Decussatio ansulata, is situated about half way between the Aquaeductus Sylvi and the base of the Mesencephalon in the way of the Fasciculus retroflexus. It seems to consist of two different kinds of fibres, one coming from the Oblongata and its lateral tracts, which on arriving beside the commissure bends in right angle and decussates, passing towards the dorsolateral part of the Tectum opticum; the other kind being real commissure fibres, connecting the two lateral parts of the Mesencephalon. MAYSER (26), who describes this commissure in the Teleostei, states that in these fishes its fibres are chiefly derived from two sources, the lower Pyramides and the intermediary system, which should be situated between the first named and the Lemniscus of REIL. HALLER (17) considers the Lemniscus of REIL the non-decussating, the intermediary fascicle the decussating, portion of one longitudinal system.

The Lamina commissuralis Mesencephali is a true commissure. It is very distinct in *Myxine* and is found just over a large part of the Aquaeduct, where it constitutes a kind of slightly arched roof. In GOLGI preparations it is easy to demonstrate that the fibres of this commissure arise from the ganglian cells on both sides of the Aquaeduct, each ganglion sending its processes into the ganglion of the opposite side.



### Medulla Oblongata and the Metameric Cranial Nerves.

The Medulla oblongata is as important a part of the brain of *Myxine* as the Mesencephalon and in an embryological state is probably even more conspicuous than the latter, to judge by B. DEAN's (5) figures of *Bdellostoma* embryos, where, in phases of the development, the volume of the Medulla oblongata alone seems to exceed that of the rest of the brain. SANDERS (41) has given an account of the anatomy of the Medulla oblongata of *Myxine*, in which he finds two pairs of ganglia, one large-sized pair situated close to the middle line and which he terms »the central ganglia«, the others situated near the outer edge of the Medulla oblongata, towards the ventral side. He believes that these last mentioned ganglia, which he terms »the latero-ventral ganglia« extend all along each side of the lateral margin of the Medulla oblongata, in one continuous column of cells of various thickness, from the entrance of the Trigemini in front to that of the Vagus behind. In connection with the central ganglia he finds a large fountain-shaped decussation of fibres and he supposes that this decussation connects the ventral cells of the central ganglion of one side with the dorso-lateral region of the other. Of cranial nerves he finds, besides the first and second nerves, the fifth, seventh, eighth and tenth nerves present and a little posterior of these he found, in the transition part of the Medulla oblongata, another nerve, which he thinks may possibly be homologous with the root in *Petromyzon* which SCHLEMM and D'ALTON (42) considered to be the hypoclossal, but which he thinks more likely to belong to the Vagus group.

G. RETZIUS (38) found the same nerves as SANDERS, but considered the post-vagal one to be a spinal nerve. In *Myxine* and *Bdellostoma* FÜRBRINGER (12) has made some observations on the Vagus and post-vagal nerves, which latter he calls »Spino-occipital nerves«. I will take his views into consideration when dealing specially with the Vagus.

During the gradual transition of the spinal cord into Medulla oblongata, the characteristic roof-like form of the cord changes into a nearly circular shape (Fig. 23). The gray matter, which is situated as two laminae, one each side of the central canal and joins round this in the middle line, ventrally nearly reaches the surface of the cord. It becomes less extended the further up the Oblongata the sections are cut and its form becomes more like the usual one in

the vertebrates, the ventral cornua being well marked but the dorsal ones however indistinct (Fig. 23). A decussation of fibres is found below the central canal and a horizontal section (Fig. 19) shows this decussation in the caudal end of the Oblongata; it continues, increasing in strength, towards the acoustic region. The fibres themselves are the *Fibrae arcuatae internae*.

Both in stained preparations (Fig. 23) and in those made according to the GOLGI method these fibres are seen to lead from the dorsal sensory region of the Medulla into the Tractus tecto-spinales et bulbos, some of them joining the tract situated close below the central canal and known as the Fasciculus longitudinalis posterior. This decussation, the »Decussatio fibrae arcuatae internae« is probably identical with the one in the acoustic region described by SANDERS (41) as of fountain shape and which he believes connects the sensory region with the central ganglion. When dealing with the central run of the Acusticus I will take this question into further consideration.

Many distinct ganglia are found in the Medulla oblongata. The ventral column of motor cells in the spinal cord can be traced up to the level of the Vagus (Fig. 19) and laterally to this a large ganglion is found close to the surface of the brain. This ganglion is called the lateral-ventral ganglion by SANDERS (41), who states, as before mentioned, that it extends all along the lateral margin of the Medulla oblongata from the entrance of the Trigemini in front to that of the Vagus behind in one continuous column of cells of various thicknesses. This statement is entirely wrong. Both in transverse and horizontal series of sections it is easily demonstrated that an intervening space divides this row of ganglia into two groups, one caudal of two nuclei and one rostral of three ditto. The further description of these ganglia will follow in connection with their respective nerves. In the basal part of the brain, below the *Fibrae arcuatae internae* and close to the middle line, two pairs of cellnuclei are found, one caudal, the »Ganglion centrale nucleus posterior« situated in the rostral end of the Medulla oblongata proper, the other rostral, the »Ganglion centrale nucleus anterior« situated rostrally of the former and in a part of the brain which topographically belongs to the Mesencephalon but which, judging by the embryological development of *Bdellostoma* was ontogenetically a part of the Medulla oblongata. Both these nuclei contain the largest cells met in *Myxine*, specially the posterior nucleus, where I have found cells with a diameter up to 75 à 80  $\mu$ . Above the »Ganglion centrale nucleus

posterior« another ganglion is found. It is situated in the sensory region of the Medulla, just above the »Fibrae arcuatae internae« (Fig. 18 *Gl.spr*) and I have named this ganglion the »Ganglion centrale superior«. Another ganglion in the sensory region is situated in the rostral and lateral part of the Oblongata (Fig. 20 *Nc.ant.VIII*). This is the »Nucleus anterior« of the lateral root of the Ramus anterior acustici. Between the anterior and posterior nuclei of the Ganglion centrale, a ganglion of smaller motor cells is found which I call the »Ganglion rostratum trigemini«. The latero-ventral ganglia are caudally situated on the level of the central canal but sink towards the base the further rostrally they are situated and the most rostral, one of the Facialis ganglia, is situated near the base of the brain (Fig. 19—21).

The longitudinal tracts in the Oblongata are very similar to those of the cord, only more pronounced. Below and a little laterally of the central canal the Fasciculi longitudinales posteriores are found (Fig. 23), more laterally and ventrally the systems which connect the cord and Medulla with the Mesencephalon and are known under the name of Tracti tecto-bulbares and spinales (Fig. 23 *L*) or with one name as the Laqueus. Laterally and dorsally of the central canal we find a longitudinal system of fibres which is absent in the cord and is first observed in the caudal part of the Oblongata. They seem to end in its rostral part and show the same arrangement as those fibres EDINGER (9) has described under the name of Tractus breves in Cephaloptera and other fishes and which he states exists in the same place in all vertebrates, being probably an important system of association-fibres. Dorsally from the central canal we find the continuation of a longitudinal system already existing in the spinal cord, the Funiculus dorsalis.

### Metameric Cranial Nerves.

The Olfactorius and Opticus, not being metameric, have already been described together with the respective parts of the brain to which they belong and the next nerve to be described is generally the 3<sup>rd</sup> or Oculomotorius, but all authors who have investigated the matter have pronounced this to be absent in Myxine. I also have failed in finding any trace of the nerve itself, but in the rostral part of the Ganglion interpedunculare I have found a group of triangular cells which stain very black with Iron-haematoxylin and in every

way resemble the motorcells of *Myxine* but are somewhat smaller (Fig. 8) than some of the other motor cells.

In *Petromyzon* AHLBORN (2) found that the Oculomotor nerve sprang from a ganglion of small cells situated close to the base of the brain laterally to the medial line. These cells are irregularly arranged and not larger than the cells of the gray matter, but stain in a peculiar and different manner to these and exactly like those of the motor Trochlearis or the transverse trigeminal nucleus. The relatively primitive arrangement in *Petromyzon*, and the similarity in the position and staining properties of these ganglia in *Myxine* and *Petromyzon*, make it highly probable that the triangular cells which I observed in the region of the Ganglion interpedunculare are remains of the Oculomotor ganglion. On the base of his researches in *Salmo* and *Scyllium*, HALLER (17) pronounces the Oculomotorius to be the first independent metameric cranial nerve and its absence in *Myxine* would then undoubtedly be a sign of degeneracy, a degeneracy produced by the optic organs remaining in such a low state of development that a motor apparatus for the eye has not been wanted.

All investigators on the subject have pronounced the Trochlearis and Abducens to be absent and my own observations confirm this opinion, but their absence need not to be a sign of degeneracy, as it is by no means proved that these nerves represent independent metameric cranial nerves, on the contrary, according to the investigations of B. HALLER (17), the Trochlearis is to be considered as a differentiated part of the first Trigeminus; the Abducens, however, he thinks might possibly be a reduced but independent cranial nerve. Still, this is not proved and in *Myxine* it is probably undifferentiated from the Trigeminus.

#### The Fifth Nerve or the Trigeminus.

The Trigeminus is by far the most conspicuous of the cranial nerves and its ganglion, the »Gasserian ganglion« is of elongated form and is situated laterally along the Encephalon, reaching from the rostral part of the Corpora restiformia to the olfactory lobe. The nerve divides into three branches, the third of which FÜRBRINGER (12) identifies as the Ramus ophthalmicus. The peripheral distribution of the Trigeminus in *Myxine* has been thoroughly investigated by J. MÜLLER (27), but only one account (a short one by SANDERS [41])



exists of its origin in the Medulla oblongata and subsequent course, though in other fishes they have been investigated by a number of anatomists.

SANDERS (41) describes the Trifacial nerve as arising by a single root from the anterior end of the lateral tuberosities of the Medulla oblongata and its fibres as passing backwards in the same, outside and above the Latero-ventral ganglion; the fibres could not be traced into the lateral column of the spinal cord but disappeared from view in close proximity to it. He could find no other root and he considers this one corresponding to the ascending one in higher vertebrates.

AHLBORN (2), who has investigated the same matter in *Petromyzon*, finds one sensory root of the fifth nerve in the Medulla oblongata and in the rostral part of Medulla spinalis.

In the lateral part of the Funiculus dorsalis of the spinal cord there may be seen one at first badly differentiated but afterwards sharply defined fascicle, consisting of fine nerve fibres, which fascicle continues up into the Medulla oblongata, getting gradually from a dorsal into a more lateral position. This AHLBORN (2) describes as the most important amongst the nerve nuclei and calls it the nucleus of the ascending root of the fifth nerve. After its exit from the brain it soon divides into two parts, the lateral and ventral fibres entering the ventral part of the Ganglion gasseri; the rest runs further forward and after penetrating the skull enters the dorsal part of the same ganglion, which it leaves as the Ramus ophthalmicus nervi quinti. The motor elements of the Trigemini AHLBORN (2) describes as situated in the Medulla oblongata and as springing from one transverse and one descending root. The transverse root, which is the most important, is found in a large-celled ganglion, but the position of the descending root's nucleus AHLBORN (2) has not been able to ascertain.

A number of observations have been made as regards the origin of the Trigemini in the Elasmobranchs and Teleostei. In the older investigations, as, for instance, in those of ROHON (35) and FRITSCH (10), nothing very definite is said. ROHON (35) describes an ascending root springing from the Funiculi dorsales, other fibres being received from the Raphe and from the Lobus trigemini.

STIEDA (44) describes the Trigemini as having one posterior and one anterior root nucleus, and FRITSCH (10) finds the descending root springing from large motor cells, the Trigemini also receiving

decussated fibres and fibres from a transversally situated group of large Ganglion cells. This nucleus MAYSER (26) finds doubled in the Cyprinoides, the nuclei being situated one behind the other, the posterior more ventral than the anterior. The latest and most complete account of the central distribution of the Trigeminal in fishes is given by B. HALLER (17), who has investigated this matter specially in *Scyllium* and *Salmo*. He finds that the sensory nucleus of the Trigeminal and Acusticus commences in the posterior acoustic region and ends in the region of the first Trigeminal. This nucleus is called by HALLER the »large-celled acustico-trigeminal nucleus«. The motor Trigeminal root springs from the Funiculi posteriores and contains both decussated and non-decussated elements, from the large cells of the Cornua anterior and from the single cells situated laterally and above the Funiculus medianus. The upper root of the second Trigeminal originates in the Lobi nervorum trigeminalium and the inferior root arises partly in the lower half of the exterior sensory Oblongata region, partly from the large-celled Acustico-trigeminal ganglion and partly from a longitudinal fascicle in the exterior sensory region. The dorsolateral longitudinal fascicle turns laterally and nearly the whole of it enters the first Trigeminal. This is the only sensory contribution that the *V'* receives. The motor fibres spring from the upper anterior nucleus, which is a continuation of the motor nucleus. Some motor fasciculi originate in the Cornua ventrales and the Funiculi posteriores and these motor fasciculi, together with some of those from the upper anterior nucleus, form the »Ramus ophthalmicus profundus« which is entirely a motor nerve. Besides the ascending sensory tract the first Trigeminal receives some motor fibres from the lower motor region, partly from ganglion cells, partly from the Fibrae arcuatae. I will now give an account of the origin of the Trigeminal nerve as I have found it in *Myxine*. The three branches of the fifth nerve all leave the brain together from the most rostral and lateral point of the Medulla oblongata, which is of a sharp, conical shape; consequently the fibres from the different branches become immediately intermixed and it is very difficult to say anything definite about their separate origin, but for the entire Trigeminal it is easy to find two sensory roots and two motor roots, besides decussating elements. The sensory fibres of the Trigeminal run straight down the Oblongata until the acoustic region is reached; arriving in this, the fibres begin to turn in right angle to the sides and end amongst the gray matter. This end nucleus (Fig. 19 *neu. V<sup>s</sup>*) is very

elongated and extends from the acoustic region deep down the Oblongata, but I have not been able to trace any fibres into the spinal cord either in stained or GOLGI preparations. The manner of ending is shown in GOLGI preparations (Fig. 13 *Fib. V<sup>s</sup>*).

This root is probably identical with the one described by SANDERS and homologous with the ascending root of the authors. The other sensory root is found in a more dorsal region of the Medulla. On arriving in the acoustic region, part of the sensory fibres turn suddenly in a dorsal direction, following the fibres of the dorsal root of the Ramus anterior acustici until they both nearly reach the dorsal surface of the brain (Fig. 12 *F.V—VIII*). Here these fibres as well as the fibres of the Ramus posterior acustici turn dorsally and run caudally, ending in the gray matter situated along the inner surface of the restiform bodies and also probably in the Ganglion centrale superior (Fig. 18). HALLER (17) describes in Scyllium a ganglion in which he thinks that sensory fibres belonging both to Acusticus and Trigemini end. He calls this ganglion the »large-celled Acustico-trigeminus-nucleus« and states that it is situated in the exterior sensory region, laterally to the dorsolateral tract. To homologise this nucleus with any of the sensory nuclei described in Myxine is, however, a matter of great difficulty, as the topographical anatomy of the brain is so different in the two animals. Fibres from the Trigeminal tracts are found to enter the Decussatio fibrae arcuatae internae and to cross over to the opposite side of the brain, part of these fibres being, no doubt, sensory, and entering the longitudinal tracts, but part of them must be regarded as motor ones, as by the GOLGI method I have found cells in the motor region of the gray matter which send their processes into the decussation and into the Trigeminal tracts (Fig. 11). HALLER (17) has found a similar arrangement in Salmo. Besides the decussating motor elements the Trigemini in Myxine has two motor roots, one in the most rostral part of the Medulla, the other in the acoustic region, half way down the Medulla oblongata. The rostral nucleus consists of a great number of cells (Fig. 10 and 20) situated laterally of and close to the fourth ventricle. The cells are not large and are generally of irregular or triangular shape (Fig. 10). Decussating fibres of this root are found both rostrally and caudally of the fourth ventricle. The caudal nucleus is found close to the lateral surface of the brain, in the region of the acoustic ganglion and consists of a rather limited number of triangular cells, somewhat larger than most of those of the rostral ganglion.

### The Seventh Nerve or the Facialis.

SANDERS (41) states that the Facialis in *Myxine* arises by one root only, from the side of the Oblongata behind and below the origin of the Trifacial. He describes the fibres as derived from the anterior ganglion in several bundles, of which the more anterior should pass through the anterior nucleus of larger cells and these he »could not find the end of« but the posterior fasciculi »pass obliquely backward and inward into that part of the latero-ventral ganglion containing smaller cells lying behind the above-mentioned clump of larger cells«.

According to the description given by AHLBORN (2), the roots of the Facialis in *Myxine* are very different to the same in *Petromyzon*. The ganglion which the Facialis should spring from in *Petromyzon* is situated in the dorsal wall of the Oblongata, above the Acusticus nucleus.

In the Teleostei we have got more knowledge of the anatomy of the Facialis through the researches of B. HALLER (17). He finds two roots, one upper sensory coming from the inner sensory region and one motor. In *Scyllium* the roots are situated one above the other and there is only one nerve, but in *Salmo* part of the motor root is separated from the rest and pushed forwards, leaving the Oblongata together with the posterior Trigemini fascicles. The other or posterior root contains mostly the sensory fibres.

VAN GEHUCHTEN (14) finds that the Facial tract in *Salmo* is somewhat similar to that in man and springs from large ramifying cells whose ramifications mix with the descending root of the Trigemini.

The Facialis is the most ventral of the metameric cranial nerves and springs from the ventral and rostral part of the Corpora restiformia. In *Myxine* it is only a motor nerve and springs from two cell nuclei situated one before the other in the rostral and ventral part of the Corpora restiformia. The part of the nerve which springs from the most rostral of the nuclei leaves the brain at the most frontal point, the part which springs from the more caudally situated nucleus runs in a more lateral direction below the acoustic ganglion. The two nuclei are not entirely separated, some small cells connecting them with each other. The cells of the rostral nucleus are larger and of a somewhat different shape to those of the caudal one. The lateral part of the nerve issues from the brain more dorsally than



the frontal part, which leaves quite at the ventral surface. The two motor nuclei and the way in which the nerve leaves the brain make it probable that the *Facialis* represents two metameric nerves which have become united.

SANDERS (41) has evidently not studied the most ventral sections or else the staining method he used has been unsuitable for the object, as in horizontal sections stained with Iron-haematoxylin it is very easy to follow the axis-cylinder processes of the large-celled nucleus into the nerve.

### The Eighth Nerve or Acusticus.

SANDERS (41) describes the *Acusticus* as having two roots, one dorsal, identical with the *Radix dorsalis* of the *Ramus anterior* (which I will describe farther on) and one ventral which does not exist. It is perfectly true that a few fibres besides the roots I have already described leave the ganglion here and there and enter the *Medulla*, also that it is sometimes the case that a few may be derived from the ventral edge, but no big bundle enters the brain from that quarter. The ventral root described by SANDERS (41) is probably nothing else than the lateral part of the *Facialis* root, which on leaving the brain is pressed close to the *Ganglion* and in transverse sections of objects where the continuation of the *Facialis* has been lost through preparation it is easy to get figures which suggest such a ventral root as SANDERS describes.

According to AHLBORN (2), the *Acusticus* has its origin in two nuclei situated below the *Facialis* nucleus and their caudal end should be on the level of the decussation of the *Müllerian* fibres.

HALLER (17), who has investigated the origin of the *Acusticus* roots in *Salmo*, finds (as I have done in *Myxine*) that the region from which this nerve springs is distributed over a large area, from the most rostral part of the *Oblongata* down into the *Vagus* region and chiefly through the exterior sensory region.

He finds, contrary to previous suppositions, that the *Acusticus* has both direct and indirect origin — i. e. — that it springs from cells in the *Medulla* as well as from the cells in the *Acustic ganglion*.

I have found in a few instances, both with GOLGI method and in a preparation with Iron-haematoxylin, small sensory cells which send their processes into the nerve. In Fig. 12, drawn from GOLGI

preparations, two cells are found, which send their processes into the dorsal root of the anterior Acoustic nerve.

In a haematoxylin preparation from the rostral part of the spinal cord I have found a similar cell, the process of which enters the sensory spinal nerve.

There are two Acoustic nerves in *Myxine*, a fact first discovered by G. RETZIUS (40) and he named these nerves *Ramus anterior* and *Ramus posterior acustici*. Each has its own ganglion, that of the *Ramus anterior* is large and miniscus-shaped, being situated in close contact with the *Medulla oblongata*; that of the *Ramus posterior* has not much greater diameter than the nerve itself but is of good length.

The central distribution of the Acoustic nerves is relatively very complicated, even more so than that of the *Trigeminus*. From the ganglion of the *Ramus anterior* spring three different roots, the *Radix dorsalis*, the *Radix lateralis* and the *Radix posterior rami anterioris acustici*. The *Radix dorsalis* leaves the dorsal edge of the ganglion and enters the sensory region with a strong bundle of fibres (Fig. 12 *R<sup>1</sup>VIII<sup>1</sup>*). Some of the fibres of this bundle end in the *Ganglion centrale nucleus posterior*, some most probably decussate, but the bulk run in a horizontal direction towards the dorsal and medial surface of the *Corpus restiforme*, being joined on the way by the fibres of the *Ramus posterior* as well as some sensory fibres of the *Trigeminus*. On arrival at this point part of the fibres run rostrally and end in the gray matter of the most rostral part of the *Corpora restiformia*; the rest turn in a caudal direction along the medial surface of the *Oblongata* (Fig. 18). During their caudal course the fibres turn suddenly sideways in a right angle (Fig. 11 *r.f.VIII<sup>1</sup>*) and end in the gray matter on all sides of the tract, but part of the fibres can be followed to the *Ganglion centrale superior*, where they probably end.

The *Radix lateralis* enters the *Medulla* from the centre of the *Miniscus*. The fibres do not run quite horizontally but in a slightly dorsal direction and after a little while some of them bifurcate (Figs. 12 and 13). Some turn in a rostral, others in a caudal, direction (Fig. 20). The rostral ones continue far up into the *Corpus restiforme* and end in a conglomeration of small cells — the *Nucleus anterior acustici* — situated near the medial surface of the *Medulla* (Fig. 20 *nc.ant.VIII<sup>1</sup>*). The caudal ones do not seem to enter any special nucleus but lose themselves amongst the gray matter.

The Radix posterior leaves the ganglion at the caudal end, close to the issue of the nerve. The fibres are semi-arched and seem to end in a nucleus of small cells situated about half way between the surface of the Medulla and the Median line.

The Ramus posterior acustici enters the Medulla a little above the ganglion of the Ramus anterior, runs in a horizontal direction across the restiform body towards the medial surface of the same, turns then in a caudal direction and, running parallel to the surface, ends in the adjoining gray matter and in the Ganglion centrale superior, together with fibres from the Ramus anterior and Trigemini as before described.

The absence of any sensory element in the Facialis of Myxine, which corresponds with the sensory Facialis in other fishes and some Amphibians, is probably a primitive condition, as everything indicates that the two Acoustic nerves are the sensory elements corresponding to the two motor elements in the Facialis.

The so-called sensory Facialis, which is found in certain animals whose existence is aquatic and which is connected with a special sense organ (the lateral line of the head) is evidently nothing but a differentiated branch of the Trigemini and degenerates at the same time as this organ in animals of terrestrial life.

#### **The Ninth Nerve, or the Nervi Glossopharyngeus and Lateralis.**

These nerves are described as being absent in Myxine by all authors on the subject except SANDERS (41), who, in describing the Vagus, states that this nerve, after passing over the ear capsule, pursues its course backward between the dorsal and ventral muscular masses »and is therefore the Lateral nerve«. The nerve SANDERS has seen passing backward is no doubt the Lateralis, but the Lateralis does not issue from the brain in the way he describes, though his description tallies very well with the manner in which the Vagus leaves the brain. Both nerves are, however, present in Myxine and SANDERS' error is explained by the fact that, during its caudal course, the Lateralis is inclosed in the same connective capsule as the Vagus nerves (Fig. 22).

STANNIUS (43) describes the Nervus lateralis in fishes as consisting of one bundle of fibres springing from tuberosities of the Corpora restiformia. The Nervus glossopharyngeus he believes to be a part of the Vagus in the Cyclostomes and Lepidosiren, but in

Elasmobranches, Ganoidei and Teleostei it should be differentiated into an independent nerve. This nerve contains motor elements, but also elements which do not produce distinct movements when irritated.

STIEDA (44) considers the Glossopharyngeus of the authors to be a third root of the Vagus.

MAYSER (26) states that, between the eighth and tenth nerves in the Cyprinoids, there are three nerves, — one sensible, consisting of fine fibres, — one motor, thick-fibred and one sensory, running caudally from the Tuberculeum acusticum, identified with the Nervus lateralis. Like the spinal nerves, the two first join each other before the Vagus and according to its position may be considered homologous to the Glossopharyngeus.

HALLER states that the Nervus lateralis derives its fibres from the Acustico-trigemino region, but in what manner they spring he was not able to ascertain. He considers the Lateralis to be a nerve entirely independent of the Vagus. ALLIS (3) finds that in *Amia calva* »as the root of the Glossopharyngeus issues from under the root of the Nervus lateralis it receives from that root the root of the so-called dorsal branch of the Glossopharyngeus. As the two roots pass outwards between the two terminal branches of the Ramus posterior acustici there is an apparent interchange of fibres the nature of which could not be satisfactorily determined«.

In *Myxine* the Nervus lateralis-glossopharyngeus leaves the Medulla oblongata somewhat rostrally to the Vagus and somewhat ventral to a horizontal plan laid through the central canal. It contains both sensory and motor fibres, has a relatively considerable dimension in dorso-ventral direction, but is laterally very flattened and runs caudally closely pressed to the surface of the brain (Fig. 23) until it reaches the Vagus root. Here it continues farther caudally but is situated exteriorly to the Vagus nerves and is together with these imbedded in a capsule of connective tissue. In transverse section the nerve has here a meniscus form and has nearly the same dimension in dorso-ventral direction as all the Vagus nerves together (Fig. 22).

The sensory fibres of the Nervus lateralis-glossopharyngeus have two-fold origin; part of them run in straight rostral direction along the lateral surface of the brain towards the acoustic region, where they vanish amongst the gray matter; the other portion turn half medially and seem to end in a nucleus of gray matter situated later-



ally of the lower root of the fifth nerve (Fig. 19). The motor origin is found in a nucleus which is situated very close to the Vagus nucleus but somewhat anteriorly of it. It is doubtless an independent ganglion, as the cells are not only of different form to those of the Vagus ganglion, but their staining properties as regards Iron-haematoxylin are quite different and while the cells of the former stain gray, those of the latter are found to be nearly quite black.

The Nervus lateralis-glossopharyngeus may be considered as an independent metameric cranial nerve; where the portion which corresponds to the Lateralis is the sensory nerve, that of the Glossopharyngeus corresponds to the motor nerve. In more highly organised fishes the Glossopharyngeus differentiates itself from the Lateralis and becomes an independent nerve, as, for instance, described by HALLER (17) in *Salmo*, or by ALLIS (3) in *Amia calva*, where the Glossopharyngeus receives some of the sensory fibres of the Lateralis.

In the higher evolution of animal life and where animals lose the organs of the lateral line, the Nervus lateralis vanishes while the Glossopharyngeus remains.

### The Tenth Nerve or Nervus Vagus.

The Nervus vagus has been seen by all authors who have occupied themselves with the brain anatomy of *Myxine*. SANDERS (41) finds that in *Myxine* the Vagus has one root only, which is divided into three bundles emerging from the extreme posterior end of the latero-ventral ganglion. From the dorsal side of the same ganglion there arises a very small root which he thinks may be looked upon as a dorsal root of the Vagus. G. RETZIUS (38) has come to the same conclusion vis-à-vis the Vagus as SANDERS. FÜRBRINGER (12) believes that the Vagus nerve has from one to four roots, generally one; the other dorsal nerve with ganglion he calls the first spino-occipital nerve. The sensory Vagus (as I call the upper root of the Vagus) on entering the brain divides into two branches in the same manner as the sensory elements in the Lateralis-glossopharyngeus as previously described. One branch turns straight rostrally and ends in a nucleus of small gray matter situated a little rostrally to the nerve entrance; the other one runs straight into the brain, where part of its fibres end amongst some gray matter situated about half way between the surface of the brain and the central gray. The

rest of the fibres turn in a caudal direction and are lost amongst the gray matter situated along the brain surface (Fig. 17). This sensory nerve is in its central origin exactly like the previous cranial nerve and centrifugally it follows the motor Vagus nerves in their caudal course, running above the same, as may be seen in Fig. 22.

Like SANDERS, I have always found the motor root of the Vagus to consist of three nerve bundles. FÜRBRINGER's statement that it should vary from one to four bundles may perhaps be explained through loss of one or more bundles in the preparation. The occasions on which he found four roots must have been when both the Lateral nerve and the Vagus bundles remained.

The fibres spring from a ganglion consisting of mostly tripolar cells, situated near the surface of the brain (Fig. 18). Not having been able to obtain any satisfactory GOLGI preparations of this region, I am unable to give any farther details of the origin of this nerve.

#### The Twelfth Nerve, or the Nervus Hypoglossus.

Below the Vagus, at the place where the spinal cord widens into the Medulla oblongata, a nerve is found which, by some authors, is considered a spinal nerve, by FÜRBRINGER (12) is called a spino-occipital nerve and the character of which SANDERS (41) considers uncertain. He says that »It is just possible that this may correspond to the root in *Petromyzon* which SCHLEMM and D'ALTON (42) considered to be the hypoglossal; but I think it more probable that in this case it is part of the Vagus, but the question is rather obscure, the nerve being so minute and its further course not being visible«.

As the origin of this nerve differs from the spinal nerves, I consider that it must be reckoned as a cranial nerve.

After entering the cord the sensory spinal nerves run straight to the central gray, where the fibres end free amongst the cells or where they bifurcate, or spring from the small cells (Fig. 17 *N.Sp.I*<sup>s</sup>). The nerve which I homologise with the Hypoglossal has, however, also an independent end nucleus. Part of the fibres seem to enter the central gray but the majority enter an independent nucleus of gray matter situated half way between the surface of the cord and the central gray. The corresponding motor nerve hardly differs from the spinal one. We have here a nerve which represents a medium between the Spinal sensory nerves and the cranial ditto.

The caudal sensory cranial nerves, as the N. Lateralis and Vagus, have one rostral and one medial root nucleus.

This Hypoglossal nerve has the rostral nucleus differentiated from the sensory region of the central gray, while the medial one is still undifferentiated. The sensory nerves in *Myxine* are an illustration of how the cranial nerves gradually develop out of the simple spinal nerves, without independent root nuclei. We have the Hypoglossus with one root nuclei and the Vagus and Lateralis with two, then the Acusticus and Trigemini with their relatively complicated conditions, the root nuclei of which are distributed over three quarters of the whole of the Oblongata.

It also shows how the development of special sense organs in the rostral part of the body and the increasing importance of the nerves have transformed the morphological conditions of the spinal cord into the more complicated ones of the Medulla oblongata. It is remarkable that this transformation is entirely due to the sensory elements, as the nuclei of motor elements of the Oblongata are in no way bigger than that part of the ventral column which may be considered to belong to each spinal nerve, the division into separate motor nuclei in the Oblongata being caused by the increase the Oblongata obtained in all dimensions through the development of the sensory elements.

Another question is, the general condition of the brain of *Myxine*, whether it may be considered to be in a state of degeneracy or in a primitive or embryological state. To this question the answer can be given both ways, but chiefly in favour of the latter hypothesis.

No doubt the low state of the ocular apparatus and especially the absence of the oculomotor nerve may be taken as signs of degeneracy, though it is doubtful whether the ocular apparatus in this animal has ever performed the functions of a vertebrate eye. On the other hand, the arrangement of the remnants of the ventricular system, the absence of any signs of a Cerebellum and the primitive state of the Oblongata indicate that we have here a vertebrate brain which stands on a lower stadium than any other known except that of *Amphioxus*, a state so low that it may perhaps be compared to other fish brains in less than half their embryological development.

## A d d e n d a.

The question of the direct combination between the ganglion cells by direct anastomosis of the protoplasmic processes in *Myxine* has been discussed by NANSEN (31), who at first thought such a thing possible, but who, in his last communication on the subject, entirely denies such a possibility. While examining GOLGI preparations for this work, I have seen a few instances where cells have been connected through their protoplasmic processes, but it is doubtful if these cells really were nervous. In one Iron-haematoxylin preparation from the caudal end of the Oblongata and in the Cornu anterior, I found two cells, of the same shape as the surrounding nerve cells, joined together as shown in Fig. 24, each cell with its separate cell nucleus. It is of course impossible to prove that these cells are nervous, but it is not improbable, as HALLER states that he has sometimes found cells under similar conditions in *Salmo* which were doubtless of nervous origin.

## List of Literature.

- 1) AHLBORN, F., Über den Ursprung und Austritt der Hirnnerven von *Petromyzon*. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XL. 1884.
- 2) ——— Untersuchungen über das Gehirn der *Petromyzonten*. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XXXIX. 1884.
- 3) ALLIS, E. PH., The Cranial Muscles and Cranial and First Spinal Nerves in *Amia Calva*. Journal of Morphology. Vol. XII. 1897.
- 4) BEARD, J., The parietal eye of cyclostome fishes. Quart. Journal of Mic. Science. July 1888.
- 5) DEAN, B., On the Development of the Californian Hagfish *Bdellostoma Stouti*. Quart. Journ. Mic. Sc. Vol. XL.
- 6) ——— On the Embryology of *Bdellostoma Stouti*. Festschrift zum 70. Geburtstag von CARL V. KUPFFER. Jena 1899.
- 7) EDINGER, L., Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. Abhandlungen der SENCKENBERG'schen naturf. Gesellschaft. Bd. XV. Heft 3. 1888.
- 8) ——— Die Entwicklung der Gehirnbahnen in der Thierreihe. Verhandlungen der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte. 68. Versammlung zu Frankfurt 1896. Leipzig 1897.
- 9) ——— Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane. Leipzig.
- 10) FRITSCH, G., Untersuchungen über den feineren Bau des Fischgehirns. Berlin 1878.



- 11) FISH, P., Proc. Amer. Mic. Soc. 1893.
- 12) FÜRBRINGER, MAX, Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen. Festschrift für C. GEGENBAUR. Dritter Band. Leipzig 1897.
- 13) GEGENBAUR, C., Über die Kopfnerven von Hexanchus und ihr Verhältnis zur Wirbeltheorie des Schädels. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. Bd. VI. 1871.
- 14) VAN GEHUCHTEN, A., Contribution à l'étude du système nerveux des téléostiens. La Cellule. Tom. X. 1895.
- 15) GORONOWITSCH, N., Das Gehirn und die Cranialnerven von Acipenser ruthenus. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XIII. 1887.
- 16) — Der Trigemino-Facialis-Komplex von Lota vulgaris. Festschrift für C. GEGENBAUR. 21. Aug. 1896. Leipzig 1897.
- 17) HALLER, B., Vom Bau des Wirbelthiergehirns. Morphol. Jahrbuch. Bd. XXVI. 1898 und Bd. XXVIII. 1900.
- 18) — Der Ursprung der Vagusgruppe bei den Teleostiern. Festschrift für C. GEGENBAUR. Bd. III. 1897.
- 19) HERRICK, C. L., The Commissures and Histology of the Teleost Brain. Anatom. Anzeiger. Bd. VI.
- 20) — Contributions to the Morphology of the Brain of Bony Fishes. Journal of Comparative Neurology. Vol. I.
- 21) — Additional Notes on the Teleost Brain. Anatom. Anzeiger. 1892.
- 22) KUPFFER, C. v., Die Deutung des Hirnanhanges. Sitzungsberichte Ges. Morph. Phys. München 1894.
- 23) — Zur Kopfentwicklung von Bdellostoma. Sitzungsberichte Ges. Morph. Phys. München 1899. Heft 1.
- 24) — Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Cranioten. München und Leipzig 1893—1900.
- 25) MAYER, FR., Das Centralnervensystem von Ammocoetes. Anatom. Anzeiger. Bd. XIII. Nr. 24.
- 26) MAYSER, P., Vergleichende anatomische Studien über das Gehirn der Knochenfische. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XXXVI. 1881.
- 27) MÜLLER, J., Vergleichende Neurologie der Myxinoiden. Abhandlungen der königl. Akademie der Wissenschaften. Berlin 1838.
- 28) MÜLLER, WILHELM, Über die Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbelthiere. Festgabe für CARL LUDWIG. Leipzig 1874.
- 29) — Über Entwicklung und Bau der Hypophysis und des Processus infundibuli cerebri. Jenaische Zeitschrift. Bd. VI.
- 30) MÜLLER, ERIK, Studium über Neuroglia. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. LV. 1899.
- 31) NANSEN, F., The Structure and Combination of the Histological Elements of the Central Nervous System. Bergens Museums Aarsberetning. 1885 and 1886.
- 32) PRICE, G. C., Zur Ontogenie eines Myxinoiden. Sitzungsberichte der bayer Akademie der Wissenschaften. Bd. XXVI. 1896.
- 33) — Some points in the Development of a Myxinoid. Verhandlungen der anatom. Gesellschaft zu Berlin. 1896. Jena 1896.
- 34) RANSOM, W. B., and D'ARCY THOMPSON, On the Spinal and Visceral Nerves of Cyclostomata. Zool. Anzeiger. Bd. IX. Leipzig 1886.

- 35) ROHON, J. V., Das Centralorgan des Nervensystems der Selachier. Denkschr. der kais. Akademie der Wissenschaften. Bd. XXXVIII. Wien 1878.
- 36) RETZIUS, A., Bidrag till Åder og Nerfssystemets anatomi hos *Myxine glutinosa*. Kung. Vet. Akad. Handlingar för 1822.
- 37) RETZIUS, G., Biologische Untersuchungen. Neue Folge. Bd. II.
- 38) — Das Gehirn und Auge von *Myxine*. Biologische Untersuchungen. Bd. V.
- 39) — Über die Hypophysis von *Myxine*. Biologische Untersuchungen. Bd. VI.
- 40) — Das Gehörorgan der Wirbelthiere. Tom. I. Stockholm 1881.
- 41) SANDERS, ALF., Researches in the nervous system of *Myxine glutinosa*. London 1894.
- 42) SCHLEMM et D'ALTON, Über das Nervensystem des Petromyzonten. MÜLLER's Archiv für Anatomie und Physiologie. 1838.
- 43) STANNIUS, H., Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. Berlin 1854.
- 44) STIEDA, L., Studien über das Centralnervensystem der Knochenfische. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XXIII. 1873.
- 45) STUDNICKA, F. K., Zur Kritik einiger Aufgaben über die Existenz eines Parietalauges bei *Myxine*. Sitzungsberichte böhm. Ges. Wiss. Prag. Nr. 21.

## Explanation of Plates.

### Plate XIX—XXII.

- |  |  |
|--|--|
| <p><i>A.olf</i> Area olfactoria,<br/> <i>A.S</i> Aquaeductus Sylvi,<br/> <i>Com.ans</i> Commissura ansulata,<br/> <i>Com.ant</i> Commissura anterior,<br/> <i>Com.hab</i> Commissura habenularis,<br/> <i>Com.postop</i> Commissura postoptica,<br/> <i>Com.post</i> Commissura posterior,<br/> <i>C.C</i> Canalis centralis,<br/> <i>C.q.p</i> Corpus quadrigeminum posterius,<br/> <i>C.S</i> Cells in the sensory region which send their processes into the acoustic nerve,<br/> <i>Dec.fib.arc.in</i> Decussatio fibrae arcuatae internae,<br/> <i>D.F.V</i> Decussating fibres of the Trigemini,<br/> <i>D.f.d.r<sup>I</sup>.VIII<sup>I</sup></i> Descending fibres in the dorsal root of Ramus anterior acustici,<br/> <i>Decus.f.rect</i> Decussatio superior fasciculorum retroflexorum,<br/> <i>Dec.inf</i> Decussatio inferior fasciculorum retroflexorum,<br/> <i>E.S</i> Epistriatum,</p> | <p><i>F.V—VIII</i> Sensory trigeminus fibres entering acoustic tract,<br/> <i>F.VIII.nc</i> Acoustic fibres entering Ganglion centrale,<br/> <i>Fasc.long.post</i> Fasciculus longitudinalis posterior,<br/> <i>Fasc.retrof</i> Fasciculus retroflexus,<br/> <i>Fil.ol</i> Filum olfactorii,<br/> <i>Fib.arc.int</i> Fibrae arcuatae internae,<br/> <i>Funic.dors</i> Funiculus dorsalis,<br/> <i>Fib.V<sup>s</sup></i> Sensory fibres of Trigemini,<br/> <i>Fib.V<sup>m</sup></i> Motor fibres of Trigemini,<br/> <i>G.C</i> Giant cells,<br/> <i>Gc.nc.p</i> Ganglion centrale nucleus posterior,<br/> <i>Gc.nc.an</i> Ganglion centrale nucleus anterior,<br/> <i>G.h</i> Ganglion habenule,<br/> <i>G.h.d</i> Ganglion habenule dextra,<br/> <i>G.h.s</i> Ganglion habenule sinistra,<br/> <i>Gang.hyp</i> Ganglia hypothalamica,<br/> <i>G.intp</i> Ganglion interpedunculare,<br/> <i>Gl.acust</i> Ganglion acusticus,</p> |
|--|--|

*Grm.ol* Glomerulus olfactorius,  
*Gl.spr* Ganglion centrale superior,  
*In* Infundibulum,  
*Lam.com.mes* Lamina commissuralis mesencephali,  
*Lob.ol* Lobus olfactorius,  
*M.C* Motor cells,  
*M.c.Nc.II<sup>m</sup>.N.V* Motor cells in the caudal motor root of the Trigeminus,  
*M.obl* Medulla oblongata,  
*N.V* Nervus trigeminus,  
*N.VII<sup>a</sup>* Nervus facialis rostral root,  
*N.VII<sup>b</sup>* Nervus facialis lateral root,  
*N.VIII<sup>I</sup>* Ramus anterior acustici,  
*N.VIII<sup>II</sup>* Ramus posterior acustici,  
*N.X<sup>s</sup>* Sensory Nervus vagus,  
*N.X<sup>m</sup>* Motor Nervus vagus,  
*N.XII<sup>s</sup>* Sensory Nervus hypoglossus,  
*N.XII<sup>m</sup>* Motor Nervus hypoglossus,  
*N.prc* Nucleus praetectalis,  
*N.r* Nucleus rotundus,  
*N.l.V* Nervus lateralis,  
*Nc.X<sup>m</sup>* Motor nucleus of Vagus,

*Nc.n.l.V* Nucleus of Nervus lateralis,  
*Nuc.V<sup>s</sup>* Sensory root nucleus of the Trigeminus,  
*Nc.Im.N.V* and *Nc.IIm.N.V* Rostral and caudal motor nucleus of Trigeminus,  
*Ol.c<sup>I</sup>* and *Ol.c<sup>II</sup>* Olfactory cells,  
*r.f* Ramifying fibres of Acusticus,  
*Ram.con.Lob.olf* Ramus connectens Lob. olf.,  
*R<sup>I</sup>.VIII<sup>I</sup>* Dorsal root of the Ramus anterior acustici,  
*R<sup>II</sup>.VIII<sup>I</sup>* Lateral root of same,  
*Strat.glom* Stratum glomerulorum,  
*Strat.gris* Stratum griseum,  
*T.C* Trigonum cinereum,  
*Tr.V* Trigeminal tracts,  
*Tr.V<sup>s</sup>* Sensory tract of Trigeminus,  
*Tract.bulb.eps* Tractus bulbo-epistriatici,  
*Tract.olf.hab* Tractus olfacto-habenu-laris,  
*V<sup>III</sup>* and *V<sup>IV</sup>* Ventriculi tertius and quartus.

- Fig. 1. Sagittal section through the brain of *Myxine* along the median line. Half schematic. 20/1.  
 Fig. 2. Brain of *Myxine*. Transverse section through the third ventricle, Iron-haematoxylin. 250/1.  
 Fig. 3. Brain of *Myxine*. Horizontal section, rostral region. 20/1.  
 Fig. 4. Brain of *Myxine*. Sagittal section, region of fourth ventricle. 15/1.  
 Fig. 5—7. A series of horizontal sections through the brain of *Myxine*. Half schematic.  
 Fig. 8. Brain of *Myxine*. Transverse section. Ganglion interpedunculare. 50/1. Haematoxylin preparations.  
 Fig. 9. Brain of *Myxine*. Rostral region. GOLGI preparation. 35/1.  
 Fig. 10. Brain of *Myxine*. Horizontal section. Trigeminal region. GOLGI preparation. 65/1.  
 Fig. 11. Medulla oblongata of *Myxine*. Transverse section. GOLGI preparation. 94/1.  
 Fig. 12. Medulla oblongata of *Myxine*. Transverse section. GOLGI preparation. 65/1.  
 Fig. 13. Medulla oblongata of *Myxine*. Horizontal section. GOLGI preparation. 94/1.  
 Fig. 14. Olfactory cells from *Myxine*. GOLGI preparation. Apochromat 4 mm by ZEISS Comp. oc. 4. 260/1.  
 Fig. 15. *Myxine*. Cells from the Nucleus rotundus. GOLGI preparation. 200/1.  
 Fig. 16. Sagittal section through the brain of *Myxine* a little laterally of the median line. Half schematic.  
 Fig. 17—21. A series of horizontal sections through the Medulla oblongata of *Myxine*. 15/1.

- Fig. 22. Lateral edge and nerves of *Myxine*. Transverse section. Iron-haematoxylin. 120/1.  
 Fig. 23. Medulla oblongata of *Myxine*. Transverse section. Iron-haematoxylin. 35/1.  
 Fig. 24. Nerve cells from the Cornu anterior, united through their processes. Iron-haematoxylin preparation. Fluoritsystem. 3 mm by WINKEL Comp. oc. 5. 540/1.

## Table of Contents.

|  | page |
|--|------|
| 1. Introductory . . . . .  | 365  |
| 2. Materials and Methods . . . . .   | 366  |
| 3. The ventricular system and divisions of the brain . . . . .             | 368  |
| 4. Olfactory region and Thalamencephalon . . . . .                         | 372  |
| 5. The cell-nuclei of the Thalamencephalon . . . . .                       | 376  |
| 6. Mesencephalon . . . . .   | 378  |
| 7. Medulla oblongata and the Metameric Cranial Nerves . . . . .            | 382  |
| 8. Metameric Cranial Nerves . . . . .                                      | 384  |
| 9. The Fifth Nerve or the Trigemini . . . . .                              | 385  |
| 10. The Seventh Nerve or the Facialis . . . . .                            | 389  |
| 11. The Eighth Nerve or Acusticus . . . . .                                | 390  |
| 12. The Ninth Nerve, or the Nervi Glossopharyngeus and Lateralis . . . . . | 392  |
| 13. The Tenth Nerve or Nervus Vagus . . . . .                              | 394  |
| 14. The Twelfth Nerve, or the Nervus Hypoglossus . . . . .                 | 395  |
| 15. Addenda . . . . .  | 397  |
| 16. List of Literature . . . . .   | 397  |
| 17. Explanation of Plates . . . . .  | 399  |



# Die erste Anlage des Geruchsorgans bei Ammonoetes und ihre Beziehungen zum Neuroporus.

Von

**Dr. Wilhelm Lubosch,**

Assistenten der Anstalt.

---

(Aus der anatomischen Anstalt der Universität Breslau.)

---

Mit Taf. XXIII und 5 Figuren im Text.

---

- I. Zur Orientirung. — Jüngste Beobachtungen bei Amphioxus (LEGROS) und Bdellostoma (v. KUPFFER).
  - II. Ergebnisse der Untersuchung von Embryonen vom 6. bis 12. Tage auf Sagittalschnitten.
  - III. Phylogenetischer Werth der Beobachtungen.
- 

Es war ursprünglich meine Absicht, diese Untersuchung erst später im Zusammenhange mit der Morphologie des Geruchsorgans von Petromyzon überhaupt zu veröffentlichen. Wenn ich es jetzt bereits thue, so geschieht es desswegen, weil in jüngster Zeit zwei Untersuchungen erschienen sind, die aufs Neue die scheinbar von KUPFFER gelöste Frage nach der Homologie des Geruchsorgans von Ammonoetes unentschieden gemacht, ja man kann sagen, unerwartet complicirt haben. Zur Orientirung der dem Problem ferner Stehenden sei Folgendes kurz voraufgeschickt. Im Jahre 1843 hat KÖLLIKER<sup>1</sup> beim erwachsenen Amphioxus eine mit Flimmerepithel ausgekleidete Grube auf der dorsalen Seite des Gehirns beschrieben. Er bezeichnete sie als Riechgrube und verglich sie dem unpaaren

---

<sup>1</sup> KÖLLIKER, Über das Geruchsorgan von Amphioxus. MÜLLER's Archiv. 1843. pag. 32—36.

Geruchsorgan der *Petromyzonten*, beide Bildungen in direkte Homologie setzend. Später zeigte HATSCHEK<sup>1</sup>, dass diese KÖLLIKER'sche Flimmergrube ursprünglich mit dem Neuroporus in Verbindung stehe, so dass durch sie das Gehirn eine Zeit lang mit der Außenwelt communicire.

Nachdem schon in den achtziger Jahren DOHRN<sup>2</sup> und SCOTT<sup>3</sup> von der ersten Entstehung des Geruchsgrübchens annähernd richtige Bilder gegeben hatten, machte erst v. KUPFFER<sup>4</sup> in seinen »Studien zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten« darauf aufmerksam, dass die flächenhafte Verdickung des Ektoderms, die sich später zur Riechgrube einsenkt, an derjenigen Stelle auftrete, an der sich das Gehirn zuletzt vom Ektoderm abschnüre. Jene von KÖLLIKER aus der Vergleichung der ausgebildeten Organe abgeleitete Homologie schien durch diese Beobachtung KUPFFER's entwicklungsgeschichtlich begründet. KUPFFER ging indess noch weiter, indem er den Gehirnpol, der sich nach der Abschnürung gegenüber dem Riechfelde befindet, dem Lobus olfactorius von *Amphioxus* homologisirte und *Ammocoetes* während seiner Entwicklung somit einen Lobus olfactorius impar besitzen ließ. Da diese unpaare auf *Amphioxus* zu beziehende Bildung sich nicht nur in der Ontogenese von *Ammocoetes*, sondern auch der der *Gnathostomen* fände, da ferner die paarigen Riechplakoden der *Gnathostomen* bereits bei *Ammocoetes* aufträten und mit der unpaaren Riechplatte zu einem einheitlichen Organ zusammenträten, so schloss KUPFFER, dass principielle Gegensätze zwischen Monorhinie und Amphirhinie nicht bestünden und dass *Petromyzon* eine Art Übergangsstadium darstelle, das ontogenetisch sowohl die KÖLLIKER'sche Flimmergrube von *Amphioxus* rekapitulire, als auch die lateralen Riechplakoden der *Gnathostomen* aufweise<sup>5</sup>.

<sup>1</sup> HATSCHEK, Mittheilungen über *Amphioxus*. Zool. Anzeiger. Bd. VII. 1884. pag. 517.

<sup>2</sup> DOHRN, »Studien etc.« III. Die Entstehung und Bedeutung der Hypophysis bei *Petromyzon Planeri*. Mittheilungen aus der Zoolog. Station Neapel. Bd. IV. 1883.

<sup>3</sup> SCOTT, Development of *Petromyzon*. Journal of Morphology. Bd. I. 1887. pag. 253—310.

<sup>4</sup> v. KUPFFER, Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. Heft 2. 1894.

<sup>5</sup> v. KUPFFER, Über Monorhinie und Amphirhinie. Sitzungsberichte math.-phys. Klasse der bayerischen Akademie. 1894. pag. 56—60.

Gegen die Auffassung erhob GEGENBAUR Einspruch<sup>1</sup>. Zwar bezieht auch er die äußere Nase der Cyclostomen auf die Flimmergrube des Amphioxus, warnt indessen davor, beide Organe in direkte phylogenetische Beziehung zu bringen, da die Monorhinie der Cyclostomen sicherlich sekundär aus primärer Amphirhinie entstanden sei. Der Lobus olfactorius impar dürfe nicht als Rekapitulation der Verhältnisse bei Amphioxus betrachtet werden, es sei nur »der indifferente, ontogenetisch zusammengezogene Zustand des gesamten Apparates, aus welchem die beiden Lobi olfactorii entstehen«.

Kam es bis dahin lediglich auf den theoretischen Werth der KUPFFER'schen Beobachtung an, so haben es zwei neue Untersuchungen nothwendig gemacht, diese Beobachtung selbst nochmals eingehend zu prüfen.

Zunächst hat ein französischer Forscher, LEGROS<sup>2</sup>, die Entwicklungsgeschichte der larvalen Mundorgane des Amphioxus von Neuem untersucht und Ergebnisse veröffentlicht, die im Falle weiterer Bestätigung unsere bisherigen Anschauungen wesentlich modificiren müssten. Es handelt sich um das von HATSCHKE zuerst beschriebene »Wimperorgan«<sup>3</sup>, die damit im Zusammenhang stehende »Sinnesgrube« oder »HATSCHKE'sche Grube« (VAN WIJHE)<sup>4</sup> und das »Nephridium«. Jene beiden ersteren Gebilde wurden bisher als Abkömmlinge des Entoderms angesehen, die sich zunächst als ein links gelegenes blindes Säckchen vom Darme. abschnürten. Später gliedert sich dies Säckchen in zwei Räume, von denen der vordere mit der Außenwelt in Verbindung tritt und Flimmerepithel führt (»kleinzelliges, sehr kräftig wimperndes Cyliinderepithel« — »Wimperorgan«)<sup>5</sup>, der innere mit Sinnesepithel ausgekleidet (»viel höhere Cyliinderezellen mit je einem starren, stark lichtbrechenden Härchen« — »Sinnesgrube«)<sup>5</sup>, blind endigt. — Das Nephridium ist ein gleichfalls

<sup>1</sup> GEGENBAUR, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Bd. I. 1898. pag. 954.

<sup>2</sup> LEGROS, a) Développement de la cavité buccale de l'Amphioxus lanceolatus. Contribution à l'étude de la Morphologie de la tête. I<sup>e</sup> partie. Origine et développement des organes buccaux larvaires. Archives d'Anatomie microscopique. Tome I. 1897. pag. 500 ff. — b) II<sup>e</sup> partie, développement de la cavité buccale définitive et du velum. III<sup>e</sup> partie, considérations générales. Ibidem. Tome II. 1898. pag. 1 ff.

<sup>3</sup> a. a. O. pag. 518.

<sup>4</sup> VAN WIJHE, Über Amphioxus. Anat. Anzeiger. VIII. 1893. pag. 155—156.

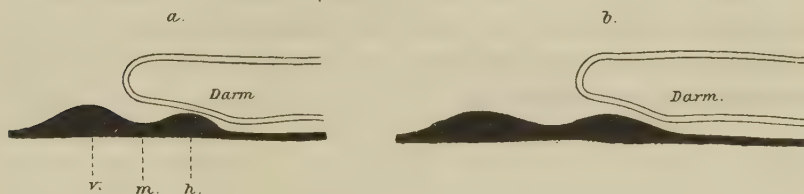
<sup>5</sup> a. a. O. pag. 518.

von HATSCHKE entdeckter enger Kanal, der, links längs des ventralen Randes der Chorda gelegen, sich vom vorderen Mundrande bis hinter das Velum erstreckt und in den Pharynx einmündet<sup>1</sup>. HATSCHKE ließ es als »wimpernden Trichter und Kanal« aus dem Mesoderm entstehen.

Die Homologien dieser Organe waren dunkel. Obwohl HATSCHKE selbst in der Sinnesgrube ein Geruchs- und Geschmacksorgan sah<sup>2</sup>, entschloss er sich nicht dazu, sie als Homologa des Geruchsorgans und der Hypophyse der Cranioten anzusehen, weil diese ektodermalen, jene entodermalen Ursprunges seien. Er erklärte bei einer späteren Gelegenheit<sup>3</sup>, dass er die KÖLLIKER'sche Grube für homolog der Hypophyse + dem Geruchsorgan der Cranioten erachte.

LEGROS veröffentlichte nun eine ausführliche Darstellung, der zufolge die Wimpergrube und die HATSCHKE'sche Grube nicht dem Entoderm, der Nephridiumkanal nicht dem Mesoderm entstammen, sondern alle drei von dem äußeren Keimblatte ihren Ursprung nehmen. Er führt die genannten Organe in ihrer ersten Anlage auf eine langgestreckte, ektodermale Verdickung zurück, an der er drei Regionen unterscheidet, eine vordere, mittlere und hintere (*v*, *m*, *h*)<sup>4</sup>.

Fig. 1.



Durch Einsenkung von *a* und eines Theiles von *m* entsteht eine präorale Grube.

<sup>1</sup> a. a. O. pag. 518.

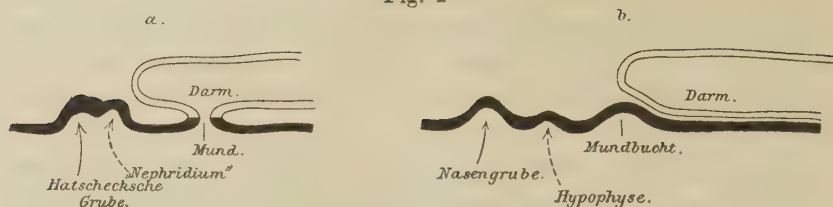
<sup>2</sup> Er sagt an dieser Stelle, dass Farbkörnchen durch die Flimmerbewegung dem Sinnesorgan zugeführt und dann durch eine weitere Flimmerbahn in den Mund befördert würden.

<sup>3</sup> Die Metamerie des Amphioxus und Ammocoetes. Verhandlungen anat. Gesellschaft. 6. Versammlung. 1892.

<sup>4</sup> Die vier Textfiguren sind aus der LEGROS'schen Abhandlung kopirt, die dort ebenfalls gezeichneten Verhältnisse des präoralen Darmes sind weggelassen worden. Die Bezeichnungen sind übersetzt und für meine Zwecke verändert worden.

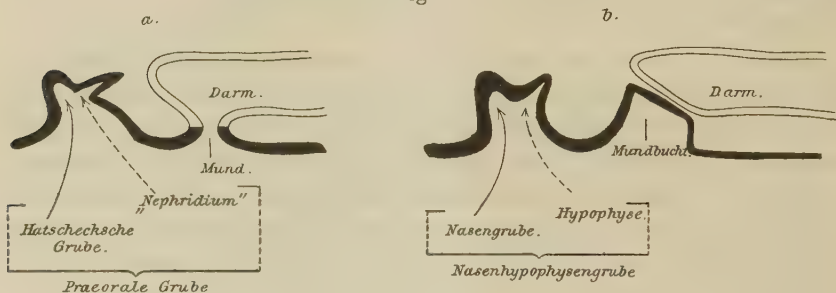


Fig. 2



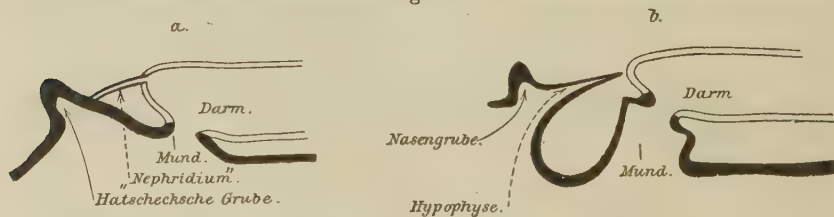
Sodann entsteht erst durch weitere Gliederung die »HATSCHKEsche Grube« und das »Nephridium«, indem beide sich als je ein Divertikel der präoralen Grube anlegen.

Fig. 3.



Das Nephridium öffnet sich in den Pharynx, während es sich vom Ektoderm abschnürt, und zugleich senkt sich die ganze Anlage tiefer ein, so dass auch die HATSCHKE'sche Grube sich in die gemeinsame Mundbucht öffnet.

Fig. 4.



Während so die ausgebildeten larvalen Mundorgane in ihrer Topographie den Schilderungen früherer Autoren entsprechen, gewinnen sie durch ihre Ontogenese nach LEGROS eine andere Bedeutung. Dies gilt vor Allem von dem Nephridium, das kein Exkretionsorgan sei, sondern vermöge seiner ektodermalen Herkunft ein Homologon der Hypophysis, insbesondere des Nasengaumenganges der Myxinoiden bilde.

Andererseits wird LEGROS dazu geführt, die HATSCHER'sche Sinnesgrube als das Homologon der Riechgrube von Ammocoetes anzusehen; er führt diese Homologisierung kritisch durch und erläutert sie auf zwei Serien recht instruktiver Schemata, die ich oben wiedergegeben habe ( $a$  = Amphioxus,  $b$  = Ammocoetes). Es ist nun von hohem Interesse, dass LEGROS die KÖLLIKER'sche Flimmergrube nicht zur Homologisierung heranzieht, denn dies steht in direktem Gegensatz zu der KUPFFER'schen Hypothese; beide schließen sich gegenseitig aus. Aber auch für die tatsächlichen Angaben ist man auf den ersten Blick geneigt, ein solches Entweder — Oder anzunehmen; da man, falls LEGROS' Angaben einwandfrei sind, für die erste Erscheinung des Geruchsorgans bei Ammocoetes eine mehr ventrale Lage vermuthen, umgekehrt unter Zugrundelegung der KUPFFER'schen Beschreibung die Darstellung LEGROS', so weit sie die Homologien mit Ammocoetes betrifft, zurückweisen müsste.

In diesem Zusammenhange erregte es mein größtes Erstaunen, dass in der neuen Publikation v. KUPFFER's<sup>1</sup> die Entwicklung des Geruchsorgans bei Bdellostoma in der Weise dargestellt wird, dass seine Anlage ventral vom Neuroporus stattfindet. Ich citire nur in Kürze die betreffenden Notizen und verweise im Übrigen auf die KUPFFER'sche Darstellung selbst. Auf Fig. 6 pag. 11 ist ein Querschnitt durch den vorderen Kopftheil gezeichnet. Hier sieht man dorsal in der Mitte »das Hirndach noch in Verbindung mit dem Exoderm«. »Der vordere Neuralporus ist also noch nicht ganz geschlossen«. An der ventralen Seite hingegen liegt als »scharf begrenzte dickere Platte aus Cylinderzellen die unpaarige Riechplakode«.

Weiter zeigt der Längsschnitt eines etwas älteren Embryos (Fig. 17 pag. 20) den vorderen Pol des Gehirns ebenfalls noch im Zusammenhang mit dem Exoderm. Dies ist hier zwar verdickt und springt nahtartig in das Nervengewebe vor, doch liegt die höchste Entfaltung der Riechplakode deutlich weiter ventral. Dem entspricht auch die Signirung und es findet sich das »r« = Riechplatte nicht wie bei Ammocoetes an der Stelle des Neuroporus, sondern mehr ventral. — Sehr auffallend ist endlich der Sagittalschnitt eines

---

<sup>1</sup> Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. IV. Heft. Die Entwicklung des Kopfes von Bdellostoma. München 1900.

abermals älteren Embryos (Fig. 30 pag. 37, Text dazu pag. 38). Hier ist das Hirn völlig gelöst. »Ventral vom vorderen Hirnende bildet das periphere Exoderm einen Blindsack, dessen Grund nach vorn und dorsal gerichtet ist und die Nasenanlage darstellt.«

Es schien mir hiernach nothwendig, die von mir hergestellten Serien zur Entwicklungsgeschichte des Neunauges zur Entscheidung der Frage, in welchen Beziehungen die erste Anlage des Geruchsorgans zum Neuroporus stehe, eingehend zu studiren. Die Ergebnisse dieser Untersuchung theile ich nachstehend mit. Es sind ihr 18 Sagittalschnittserien zu Grunde gelegt, von denen 4 auf den sechsten Tag nach der Befruchtung, 4 auf den siebenten Tag, 1 auf den achten, 2 auf den neunten, 3 auf den zehnten, 1 auf den elften und 3 auf den zwölften Tag entfallen<sup>1</sup>.

Die vier 6 Tage alten Embryonen sind verschieden weit entwickelt. Bei zweien von ihnen ist noch keine Andeutung eines Kopffortsatzes vorhanden, die beiden anderen zeigen ihn bereits in seiner ersten Entwicklung. Trotzdem zeigen alle vier Embryonen an der Stelle, wo Gehirn und Darm zusammenstoßen, einen einspringenden Winkel, der durch eine verdickte Stelle des Ektoderms ausgefüllt wird. Diese Verdickung wird später zur Hypophyse, die somit als die bei Weitem früheste Differenzirung des Ektoderms auftritt. Das Gehirn besitzt noch kein Lumen und ist dorsal und vorn noch ausgedehnt mit dem Ektoderm im Zusammenhang. Die Zellen beider Gewebe schieben sich hier nach Art einer Suture in einander (Fig. 1).

Auch die vier Embryonen des nächsten Tages stehen auf verschiedener Entwicklungsstufe. Erst bei einem von ihnen ist die Chorda deutlich gesondert; bei allen ist der Kopffortsatz sehr deutlich, zum Theil bildet er bereits einen spitzen Winkel mit dem Ei. Der vorderste erweiterte Theil des Urdarmes liegt ganz in diesem Fortsatz und zeigt auf dem Schnitt übereinstimmend annähernd die Form eines stumpfwinkligen Dreiecks (vgl. Fig. 1 und 2). Die der unteren Seite des Dreiecks parallel laufende Strecke des Ektoderms,

<sup>1</sup> Ich verdanke das Material der Liebenswürdigkeit von Herrn Prof F. KEIBEL in Freiburg. Es wurde im Frühjahr 1898 in Neapel konservirt (Sublimat-Eisessig) und gelangte in 90%igem Spiritus Ende 1899 in meinen Besitz. Durchfärbung mit Alaunkochenille (RABL) und Zerlegung in Serien von 6 und 10  $\mu$  Schnittstärke.

d. h. die Stelle zwischen Hypophyse und Umknickungsstelle, erscheint nunmehr ebenfalls verdickt. Diese Verdickung beginnt distal an der Umknickungsstelle und schreitet gegen die Hypophyse fort. Es ist die erste Anlage der späteren Mundbucht. Die Hypophysenplatte selbst springt an dem oben erwähnten Punkte nach einwärts vor, der von nun an durch den Hinzutritt der Chorda genau zu orientieren ist (vgl. bei KUPFFER pag. 3). Die Ablösung des Hirns vom Ektoderm schreitet von oben und unten gleichmäßig fort. Die Stelle des Zusammenhanges ist bei den vier Embryonen verschieden lang; nicht bei allen mehr so ausgedehnt, wie bei dem abgebildeten Embryo. Die Fig. 2, die ich von diesen Verhältnissen gebe, entspricht, wie durch Vergleich festgestellt werden kann, durchaus der KUPFFERschen Abbildung 1.

Der Embryo des achten Tages nun zeigt den Kopffortsatz stark verlängert. Das Gehirn, an dem sich das Lumen zu öffnen beginnt, ist völlig vom Ektoderm gelöst. Während indess dorsal und ventral der Spalt zwischen beiden Geweben sehr deutlich ist, findet man ihn nur fein in demjenigen Bezirk, wo die ventrale Grenze in sanftem Bogen in die vordere Begrenzung des Kopfes überzugehen beginnt. An dieser Stelle ( $\times$  in Fig. 3) endigt demnach die Ablösung des Hirns vom Ektoderm. Hier findet man nun das Ektoderm mäßig verdickt; diese Verdickung tritt indess dadurch stärker hervor, dass sich zwischen ihr und der Hypophysenplatte eine ziemlich starke Einziehung findet, die ich als Zwischenplatte bezeichne. Die Mundplatte, von der Hypophyse nur durch eine geringe Einziehung getrennt, ist stark ausgeprägt und dehnt sich bis zur Umbiegungsstelle des Kopffortsatzes hin aus.

Einen Tag weiter entwickelte *Ammocoetes* unterscheiden sich in den erwähnten Verhältnissen nicht wesentlich von dem zuletzt beschriebenen Embryo. Das Hirn (Fig. 4) ist ringsum vom Ektoderm deutlich abgesetzt. An der Stelle ( $\times$ ) der vorigen Figur liegt jetzt eine deutlich verdickte Stelle des Ektoderms. Die zwischen ihr und der Hypophyse liegende Zwischenplatte ist bereits nicht mehr so ausgedehnt.

Die nächste Abbildung giebt die Kopfspitze eines 10 Tage alten Embryo wieder (Fig. 5). Die Mundplatte hat die Höhe ihrer Entwicklung erreicht; gegen die Hypophyse ist sie leicht abgesetzt. Die Zwischenplatte ist abermals kleiner geworden und lässt um so schärfer die jetzt sehr starke Riechplakode hervortreten, an der, wie mehrere Mitosen zeigen, jetzt Dickenzunahme erfolgt. Ein



zweiter Embryo dieses Tages zeigte dieselben Merkmale, während ein dritter in der Entwicklung weit voraus geeilt war und hinsichtlich der Nasenanlage mit Embryonen des übernächsten Tages auf einer Stufe stand.

Das Bild eines 11 Tage alten Embryos (Fig. 6) zeigt nunmehr in aller Form die Riechplakode und die starke Hypophysenplatte, beide durch die fast ganz verschwundene Zwischenplatte geschieden. Die Mundplatte zeigt hier ihre erste Einfaltung nach innen.

24 Stunden später haben sich bereits beträchtliche Umwandlungen vollzogen, die an den drei hierauf untersuchten Embryonen ziemlich gleichzeitig vor sich gegangen sind (Fig. 7). Die erste Einstülpung der Riechplatte zur Riechgrube konnte schon an einem relativ weit entwickelten Embryo des 10. Tages beobachtet werden; jetzt am 12. Tage ist bereits ein starker, sich beiderseits über die Medianebene vorwölbender Riechsack vorhanden. Seine Bildung geht anfänglich so vor sich, dass die Platte sich in die Tiefe einsenkt und durch Wachsthum dicker wird, nicht aber so, dass das Ekto-derm über sie hinwächst, wie es nach einer Figur von SCOTT zu schließen wäre (vgl. unten pag. 411). Hingegen wird die am 12. Tage ebenfalls deutliche Einsenkung der Hypophyse im Wesentlichen durch die Vorwölbung der Oberlippe bedingt. Die Bildung der Mundbucht ist hier bereits weit vorgeschritten. In der nunmehr vorhandenen Nasen-Hypophysengrube sind beide Bestandtheile nur dadurch noch zu unterscheiden, dass die distale Umschlagsstelle des Riechsackes gegen die Hypophyse eine leichte Vorwölbung bildet.

KUPFFER erwähnt<sup>1</sup>, dass bei seinem Material zwischen dem 7. und 8. Tage eine sehr schnelle Entwicklung vor sich gehe. Während meine Fig. 2 und 3 den von KUPFFER als Fig. 1 und 2 abgebildeten Embryonen entsprechen, bilden die weiteren Embryonen (Fig. 4—7) Zwischenstadien zwischen KUPFFER's Fig. 2 und 3. Der nächste, 13 Tage alte Embryo meines Materials gewährt hinsichtlich der hier behandelten Verhältnisse Anschluss an Fig. 3 bei KUPFFER, so dass die Darstellung der entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge hier abgebrochen werden kann.

Vergleiche ich meine Beobachtungen mit den Abbildungen früherer Autoren, so finde ich bei DOHRN<sup>2</sup> auf Fig. 1 und 2 einen 3 Tage alten Embryo im Sagittalschnitt, der Nasenverdickung und Mundplatte gut zeigt, jedoch noch keine

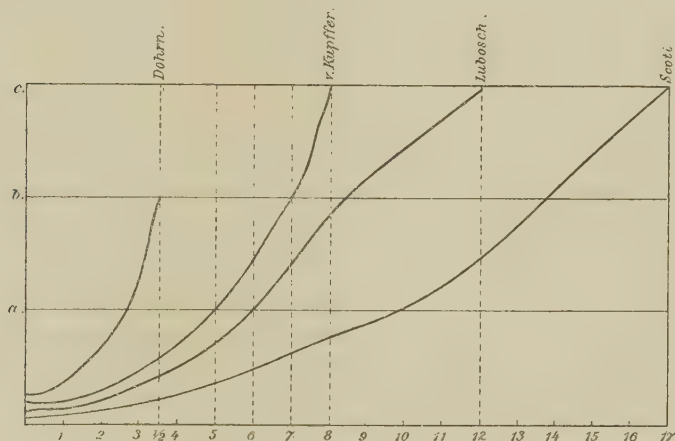
<sup>1</sup> a. a. O. pag. 4.

<sup>2</sup> a. a. O.

Hypophysenanlage. Sie mag DOHRN ihrer Kleinheit wegen auf diesem Stadium entgangen sein, da sie bei einem  $3\frac{1}{2}$  Tage alten Embryo vorhanden ist. SCOTT<sup>1</sup> hat offenbar die erste Verdickung des Ektoderms an der Riechplakode übersehen, da er bei einem 17tägigen Embryo die Hypophysenanlage und die bereits eingestülpte Mundbucht, nicht aber die Riechplatte abbildet, diese vielmehr bei einem älteren Embryo. Die entsprechende Figur erweckt die Vorstellung, als ob sich das Ektoderm über das Riechfeld hinüberschiebe.

Man beachte bei all diesen Angaben die großen Verschiedenheiten, die in dem Tempore der Entwicklung, offenbar in Folge der Temperatur, obwalten, so dass es bei Ammocoetes schlechterdings unmöglich ist, durch »Tage« irgend ein charakteristisches Stadium zu fixiren. Die folgende Kurve zeigt dies sehr deutlich. Die Ordinate entspricht den Tagen 1—17. Als Abscissen sind die von mir in Fig. 2, 3 und 7 fixirten Zustände angenommen.

Fig. 5.



Was die oben citirten Figuren KUPFFER's betrifft, so erscheinen sie auf den ersten Blick zwar sehr schematisirt, beim Studium meiner Präparate indess wurde ich mit Bewunderung inne, wie mit denkbar größter Treue hier die so schwierigen Grenzen der Gewebe einwandfrei wiedergegeben sind.

Aus den mitgetheilten Beobachtungen werde ich zu dem Schlusse geführt, dass in der That bei Ammocoetes das Geruchsorgan aus einer Ektodermverdickung entsteht, die dort gelegen ist, wo ursprünglich der letzte Zusammenhang zwischen Gehirn und Ektoderm bestand.

Durch diese Fassung gewinne ich Gelegenheit, einen Einwand gegen die KUPFFER'sche Darstellung zu erheben. KUPFFER bezeichnet auf seiner ersten Figur jene nahtartig in das Gehirn eingreifende

<sup>1</sup> a. a. O.

Stelle des Ektoderms bereits mit »r« = Riechplatte, und es geht aus seiner Darstellung hervor, dass er aus ihr die Riechplakode der älteren Embryonen kontinuierlich entstehen lässt. Bei meinem, alle wünschenswerthen Zwischenstadien zeigenden Material vermag ich auf keine Weise objektiv nachzuweisen, dass die auf Fig. 3 gezeichnete Verdickung mit der Neuroporusstelle auf Fig. 1 und 2 wirklich identisch ist. Es ist möglich — es ist aber eben sowohl möglich, dass das Ektoderm in der Zwischenzeit zugleich mit der Abschnürung zunächst niedrig geworden sei, und dann erst die Plakode sich angelegt habe. Möglicherweise greifen beide Prozesse auch derart in einander, dass bei noch bestehendem Zusammenhang dicht ventral davon bereits die Verdickung beginnt — keineswegs halte ich es nach meinen Beobachtungen für zulässig, die an der Stelle des Neuroporus gelegene Ektodermstrecke selbst bereits als Riechplakode zu bezeichnen.

---

Wenn ich mit dieser Einschränkung dazu geführt werde, die KUPFFER'schen Beobachtungen für *Ammocoetes* völlig zu bestätigen, so ergäbe sich gemäß der Eingangs erörterten Fragen die Nothwendigkeit, zu untersuchen, welche Beziehungen sich für die Vergleichung mit *Bdellostoma* und *Amphioxus* auffinden lassen.

Sehen wir zunächst von *Amphioxus* ab, so ist für *Bdellostoma* und *Petromyzon* in der Anlage des Geruchsorgans eine sehr auffällige Divergenz festgestellt worden, die durchaus in den Rahmen dessen hineinpasst, was durch die Untersuchungen der letzten Zeit über die Divergenz in der Organisation beider Klassen bekannt geworden ist. Es sind zwei Fragen, die sich hier nicht von der Hand weisen lassen.

1) Welcher von beiden ontogenetischen Vorgängen steht dem primitiven Verhältnis näher?

2) Wodurch kann die beobachtete Divergenz bedingt worden sein?

Beide Fragen lassen sich vor der Hand nur vermuthungsweise beantworten. Da die Nasenanlage bei *Bdellostoma* ungezwungen einen Vergleich mit der LEGROS'schen Darstellung zuließe, und da *Myxine* in wichtigen Organisationsverhältnissen primitivere Charaktere aufweist, so könnte die Nasenbildung bei *Bdellostoma* ventral vom Neuroporus vielleicht als die primitivere angesehen werden.

Was die Ursachen anlangt, die jene Divergenz herbeigeführt haben, so lassen sich zwei Möglichkeiten in Erwägung ziehen.

1) Einflüsse, die MEHNERT<sup>1</sup> als »metrothene« bezeichnet, in diesem Falle die Einwirkung der Eihülle und die Art, wie der Embryo in ihr wächst. Hierin liegt in der That ein großer Unterschied bei beiden Formen. Während *Bdellostoma* auf dem langgestreckten meroblastischen Ei ungehindert geradeaus wachsen kann, biegt sich der Kopffortsatz junger Neunaugeneier, der Hülle folgend, hakenförmig um. Man könnte daran denken, dass hierdurch eine Raumbeschränkung an der engen Kopfspitze der *Ammocoetes*-larve gegeben sei, wodurch »mechanisch« die Anlage des Geruchsorgans mehr dorsal gedrängt werde. Bei dieser Auffassung, dass die Riechplatte bei *Ammocoetes* »nicht Platz habe«, sich ventral vom Neuroporus anzulegen, liegt allerdings die Gefahr nahe, eine undefinirbare, folglich unkontrollirbare Größe in die gesetzmäßige Ontogenese hineinzubringen. Dies ist nicht der Fall, wenn wir

2) die zeitliche Verschiebung in dem Schluss des Medullarrohrs zur Erklärung heranziehen. Noch ist bei *Bdellostoma* der Neuroporus offen, während ventral davon bereits eine deutliche Riechplatte vorhanden ist. Bei *Ammocoetes* hingegen kann, wie wir gesehen haben, von einer Riechplakode erst die Rede sein, wenn das Gehirn bereits ringsum abgeschnürt ist und ein Lumen in ihm auftritt, von einer Riechgrube sogar erst sehr viel später. Es lässt demnach *Bdellostoma* eine Retardation der Hirnbildung gegenüber *Ammocoetes* erkennen; in wie weit in dem vorliegenden Fall die vor Allem von MEHNERT<sup>2</sup> vertretene Lehre zutrifft, dass Acceleration und Retardation in der Ontogenese wesentlich von der Funktion der Organe im individuellen Leben abhängig sind, ist zur Zeit noch nicht zu übersehen. Sicher scheint mir zu sein, dass durch diese Verschiedenheit im Schluss des Neuroporus die Hauptursache für die Divergenz dargestellt wird, während den oben erwähnten mechanischen Ursachen wohl erst in diesem Zusammenhang ein sekundärer Einfluss zugestanden werden könnte.

Man gelangt auf diese Weise zu der Auffassung, dass nicht nur aus den oben wiedergegebenen Gründen GEGENBAUR's, sondern schon lediglich mit Rücksicht auf vergleichend-embryologische Befunde eine Herleitung von Homologien zwischen *Ammocoetes* und *Amphioxus* großen Schwierigkeiten begegnet, sowohl im KUPFFER'schen wie im LEGROS'schen Sinne. Hält man aber den Befund von *Bdellostoma*

<sup>1</sup> Kainogenesis etc. SCHWALBE's Morphologische Arbeiten. 1897. pag. 108.

<sup>2</sup> a. a. O. und pag. 92 ff.



für primitiver und den von *Ammocoetes* für cänogenetisch verändert, so würde der LEGROS'schen Darstellung nichts im Wege stehen, wenn man an einer Anknüpfung an *Amphioxus* festhalten zu müssen glaubt.

Breslau, 11. Juni 1901.

## Zu den Abbildungen auf Tafel XXIII.

In den Figuren ist durch den Projektionsapparat die Form und Begrenzung der vier Gewebe: Gehirn, Ektoderm, Entoderm und Chorda bei genau bekannter Vergrößerung dargestellt worden, dessgleichen die Formen der Lumina von Gehirn und Darm, sowie die durch dunkleren Ton markierten Mitosen. Die Ausführung im Einzelnen ist zwar schematisirt, giebt jedoch ein treues Bild der geschilderten Schnitte. Fig. 1 und 2 lassen wegen starker Dotterfärbung keine Zellgrenzen (bei der angewandten Vergrößerung) erkennen. Fig. 3—5 zeigt im Gehirn und Ektoderm undeutliche Zellgrenzen; in Fig. 6 beginnen sie beim Entoderm deutlich zu werden.

Im Einzelnen ist hinzuzufügen, dass wegen der starken Krümmungen der Embryonen hin und wieder die Schnitte nicht alle Organe median darstellen.

- Fig. 3. Der Schnitt trifft nur den vorderen Theil des Gehirns bis zur Hypophyse median. Distal weicht er nach lateral ab. Chorda daher nicht getroffen. Darm nicht median, sondern durch die erste Kiemenspalte.
- Fig. 5. Der Schnitt weicht an der vordersten Spitze des Kopfes von der Medianebene ein wenig ab.
- Fig. 7. Sehr starke Krümmung der Kopfspitze. Daher die Mundbucht nicht hier, sondern drei Schnitte weiter median getroffen.

# Über Varietäten der Aortenbogen, Aortenwurzeln und der von ihnen entspringenden Arterien bei Reptilien.

Von

**F. Hochstetter**

in Innsbruck.

---

Mit Tafel XXIV.

---

Varietäten der Aortenbogen, Aortenwurzeln und einzelner aus ihnen entspringender Arterienzweige wurden bei Reptilien schon mehrfach beobachtet. Doch ist die Zahl der bis jetzt von verschiedenen Autoren beschriebenen Fälle noch eine verhältnismäßig kleine zu nennen.

Gelegentlich vergleichender Untersuchungen über das Arteriensystem der Reptilien hatte ich nun Gelegenheit, eine größere Zahl von zum Theile bis jetzt überhaupt noch nicht beschriebenen Varietäten dieser Arterien zu beobachten, von denen mir einige in mancher Beziehung besonders interessant zu sein scheinen, wesshalb ich es im Folgenden unternommen habe, eine Beschreibung dieser von mir beobachteten Arterienvarietäten, sowie den Versuch einer Erklärung ihrer muthmaßlichen Genese zu liefern. Gleichzeitig habe ich jedoch auch sämmtliche von anderen Autoren beschriebene, hierher gehörige Arterienvarietäten, so weit ich von denselben durch das Studium der einschlägigen Litteratur Kenntniss erlangt habe, mit in den Kreis meiner Betrachtungen einbezogen.

Die größte Zahl der bis jetzt von Anderen und von mir beobachteten Varietäten können in zwei größere Gruppen eingeordnet werden. Die eine Gruppe umfasst Fälle, in denen gewisse unter normalen Verhältnissen meist frühzeitig obliterirende Gefäßstrecken

entweder zeitlebens erhalten blieben, oder doch wenigstens viel später als gewöhnlich obliterirten, so dass sich an ihrer Stelle Bindegewebsstränge erhalten fanden, die unter normalen Verhältnissen fehlen. Diese Gruppe umfasst also alle jene Fälle, in denen von Hemmungsbildung gesprochen werden kann. Die Fälle der zweiten Gruppe dagegen zeichnen sich dadurch aus, dass bei denselben Gefäßstrecken, die unter normalen Verhältnissen stets wegsam bleiben, anscheinend frühzeitig während der Entwicklung obliterirt waren und von denen sich entweder gar keine Reste mehr auffinden ließen, oder solche doch nur in Form von Bindegewebssträngen nachgewiesen werden konnten. Zu diesen beiden Hauptgruppen kommt dann noch eine dritte kleinere Gruppe von Fällen hinzu, in denen Gefäßbahnen oder Gefäßverbindungen entwickelt waren, die unter normalen Verhältnissen niemals zur Anlage kommen.

1. Fälle, in denen auf einer oder auf beiden Seiten die Obliteration des Ductus Botalli vollständig oder theilweise unterblieben ist.

Bei den Embryonen aller Saurier, Chelonier und Crocodilier, sowie bei denen jener Schlangen, welche zwei wenn auch ungleich ausgebildete Lungen und somit auch zwei Lungenarterien besitzen, bezeichnet man den Abschnitt des sogenannten Pulmonalisbogens (sechsten Aortenbogens) jeder Seite, der sich jenseits von der Abgangsstelle der A. pulmonalis befindet und in die dorsale Aortenwurzel einmündet, als Ductus Botalli. Bei den Embryonen jener Schlangen, die nur eine wohl ausgebildete Lunge und somit auch nur eine A. pulmonalis besitzen, gilt das Gleiche für den D. Botalli, welcher der Seite der entwickelten Lunge angehört<sup>1</sup>, während auf der anderen Seite der ganze Pulmonalisbogen als D. Botalli bis zur Geburt persistirt.

Wie bekannt obliteriren, wenn wir von den nur eine ausgebildete Lunge besitzenden Schlangen absehen, normaler Weise bei allen Reptilien die D. Botalli beider Seiten kurze Zeit nach der Geburt vollständig. Doch erhalten sich, was weniger bekannt zu sein scheint, Reste von ihnen ziemlich regelmäßig in Form der sogenannten Ligamenta Botalli, welche als ziemlich resistente, aber überaus dünne

---

<sup>1</sup> Bei den meisten Schlangen ist dieses die rechte Seite, nur bei den Uropeltaceen ist es die linke.

Bindegewebsstränge die Wand der Lungenarterie jeder Seite mit der Wand der entsprechenden dorsalen Aortenwurzel in Verbindung setzen und um welche sich der *N. laryngeus recurrens* herumschlingt.

Ich habe solche Ligamenta Botalli nicht nur bei vier verschiedenen alten Exemplaren von *Alligator lucius*, sondern auch bei sämtlichen von mir untersuchten Schildkröten und Schlangen auffinden können. Außerdem fand ich sie aber auch bei allen größeren Saurierformen, bei denen ich nach ihnen gesucht habe<sup>1</sup>. Ihre Aufsuchung ist jedoch nicht immer ganz leicht. Sie geschieht am besten von den Anfangsstücken der *A. pulmonales* aus, die sich auffallender Weise unmittelbar distal von der Stelle, an welcher die Ligamenta Botalli von ihrer Wand abgehen, plötzlich verengern<sup>2</sup>, eine Verengung, die bei manchen Formen sehr erheblich ist<sup>3</sup>. Auch sah ich gelegentlich bei einzelnen Formen an der Abgangsstelle der Ligamenta Botalli von der Wand der *A. pulmonalis*, die letztere eine stumpf konische Ausbuchtung bilden. Besonders schön war dieselbe bei einem großen Exemplare von *Hydrosaurus salvator* beiderseits, und zwar links stärker als rechts, und bei einem Exemplare von *Platydictylus annularis*, hier aber nur auf der rechten Seite ausgebildet. Übrigens giebt auch BRENNER (6) schon an, dass er bei einem Exemplare von *Testudo graeca* eine knopfförmige Anschwellung der *A. pulmonalis* an der Abgangsstelle der Ligamenta Botalli gesehen habe.

Bei den Schlangen nun, welche nur eine rechte ausgebildete Lunge besitzen, obliterirt der rechte D. Botalli genau so wie bei den übrigen Reptilien, und findet man an seiner Stelle bei der ausgebildeten Form einen Bindegewebsstrang vor. Auch zeigt die hier allein vorhandene rechte *A. pulmonalis*, unmittelbar caudal von der Abgangsstelle dieses Ligamentum Botalli von ihrer Wand, eine charakteristische, oft recht erhebliche Kaliberreduktion, die jedoch nur eine kurze Strecke des Gefäßrohres betrifft, das sich dann in seinem weiteren Verlaufe bald wieder, und zwar ganz allmählich, bis auf seinen ursprünglichen Durchmesser oder gar noch etwas darüber

<sup>1</sup> So bei *Hatteria*, *Varanus griseus*, *varius* und *niloticus*, *Hydrosaurus salvator*, *Uromastix spinipes* und *Hardwickii*, *Pseudopus pallasi* und anderen.

<sup>2</sup> Schon BRENNER (6) erwähnt dieses plötzliche Abschwellen der *A. pulmonales* bei *Lacerta* an der Stelle gesehen zu haben, an welcher der Abgang der Ligamenta Botalli vermuthet wurde, ohne dass er aber im Stande gewesen wäre, diese Ligamente aufzufinden.

<sup>3</sup> Am stärksten ausgeprägt fand ich diese Verengung bei zwei Exemplaren von *Boa constrictor*. Übrigens hat sie auch FRITSCH (9) sowohl bei *Boa* als bei *Python* gesehen.



erweitert, wie ich dies besonders schön bei *Tropidonotus natrix* und *tesselatus*, *Coluber Aesculapii* und *Coronella laevis* sehen konnte.

Dagegen scheint bei denselben Schlangen der linke D. Botalli in der Regel nie seiner ganzen Länge nach zu obliteriren. Gewöhnlich bleibt nämlich eine verschieden lange proximale Strecke dieses Ganges wegsam und erscheint dann als ein blindsackartiger, nach links cranial gerichteter Anhang des Stammes der A. pulmonalis, dessen Durchmesser dem des Anfangsstückes der allein ausgebildeten rechten Pulmonalarterie meist ziemlich gleichkommt und von dessen stumpfkönischem Ende das Ligamentum Botalli dextrum ausgeht.

Die Länge dieses Pulmonalisblindsackes scheint nicht nur bei verschiedenen Schlangenarten, sondern auch bei verschiedenen Individuen einer und derselben Art recht verschieden lang zu sein. In besonders ausgeprägten Fällen, so bei je einem Exemplare von *Vipera berus* und *Cerastes vipera*, sowie bei je zwei Exemplaren von *Tropidonotus tessellatus* und *Coluber Aesculapii* (vgl. Fig. 1) fand ich ihn fast genau eben so lang, wie das aus dem Pulmonalisbogen der rechten Seite entstandene Anfangsstück der A. pulmonalis (dextra), es war also bei diesen Exemplaren thatsächlich nur der dem D. Botalli dexter entsprechende Abschnitt des D. Botalli sinister obliterirt. In anderen Fällen zeigte der Pulmonalisblindsack nur die Hälfte oder ein Drittel der Länge des Pulmonalisbogenabschnittes der A. pulmonalis. Ja in einem Falle bei *Tropidonotus tessellatus* und in einem anderen bei *Coelopeltis moineensis* (Rss.), sowie bei einem Exemplare von *Coronella laevis* sah ich ihn bloß eine kurze stumpfkönische Ausbuchtung der Wand des Stammes der A. pulmonalis bilden, während bei zwei anderen Exemplaren von *Coronella laevis* diese Ausbuchtung etwas länger war, aber doch nur ein Viertel der Länge des Pulmonalisbogenabschnittes der A. pulmonalis maß. Für *Tropidonotus natrix* giebt bereits BRENNER (6) an, eine Ausbuchtung des Stammes der A. pulmonalis gesehen zu haben, von welcher das Ligamentum Botalli sinistrum seinen Ursprung genommen hatte<sup>1</sup>. Bei den von mir untersuchten Exemplaren von *Tropidonotus natrix* betrug die Länge des Pulmonalisblindsackes etwa die Hälfte der Länge des Pulmonalisbogenabschnittes der A. pulmonalis, und ähnlich fand ich die Verhältnisse auch bei einem Exemplar von *Dryophis myerizans*.

---

<sup>1</sup> Ein Ligamentum Botalli dextrum konnte BRENNER bei dieser Form nicht auffinden.

Eine Besonderheit mit Rücksicht auf diesen Pulmonalisblindsack boten zwei untersuchte Exemplare von *Tropidonotus tessellatus* in so fern, als bei ihnen von dem stumpfkönischen Ende desselben ein fadendünnnes Gefäß ausging, welches in seinem Verlaufe sich anfänglich ähnlich verhielt wie die A. pulmonalis der rechten Seite, bald aber nach links abbog, um auf die Ösophaguswand überzugehen, nachdem es vorher noch ein Zweigchen an die Trachea abgegeben hatte. Vielleicht handelt es sich in diesen beiden Fällen um das Vorhandensein einer verkümmerten A. pulmonalis sinistra, die, nachdem die Anlage der linken Lunge verkümmert war, neue Beziehungen zu Trachea und Ösophagus gewonnen hatte. Allerdings kommt es, wie dies RATHKE (13) bereits als wahrscheinlich angenommen hatte, bei den Embryonen von *Tropidonotus natrix*, so weit ich sehen kann, überhaupt nie zur Entwicklung einer an die rudimentäre linke Lunge herantretenden A. pulmonalis sinistra. Immerhin wäre es aber möglich, dass bei *Tropidonotus tessellatus* eine solche Lungenarterie noch regelmäßig angelegt wird, um später wieder spurlos zu verschwinden, und für diesen Fall würde es sich rücksichtlich des eben beschriebenen Gefäßes einfach um das Erhaltenbleiben einer normaler Weise abortirenden Anlage handeln. Wenn jedoch auch bei den Embryonen von *Tropidonotus tessellatus* die Verhältnisse ähnlich liegen wie bei denen von *Tropidonotus natrix*, so ist es doch gewiss nicht undenkbar, dass sich abnormer Weise bei dieser Form eine rudimentäre A. pulmonalis sinistra als atavistische Bildung anlegen kann.

Bei den von mir untersuchten Schlangen mit nur einer rechten ausgebildeten Lunge war somit in allen Fällen eine proximale Strecke des D. Botalli sinister nicht obliterirt, und in einer größeren Zahl von Fällen hatte diese Strecke entweder die Länge des Pulmonalisbogenstückes der A. pulmonalis (dextra) oder war doch ansehnlich lang, während in einer geringeren Zahl von Fällen nur ein ganz kurzes Anfangsstück dieses D. Botalli wegsam geblieben war. Da ich keine Gelegenheit hatte, ganz junge Exemplare derselben Schlangenspecies, von denen ich ausgewachsene Thiere präparirt hatte, zu untersuchen, vermag ich auch nicht zu sagen, ob bei allen diesen Schlangen nach der Geburt zunächst nur die Strecke des linken D. Botalli, die dem D. Botalli der rechten Seite entspricht, obliterirt und erst später anschließende Abschnitte des dem Anfangsstücke der rechten A. pulmonalis entsprechenden Stückes dieses Ganges zur Obliteration kommen. In einer Reihe von Fällen obliterirt

jedoch sicherlich überhaupt nur der Abschnitt des D. Botalli sinister, der dem D. Botalli sinister zweilungiger Schlangen und anderer Reptilienformen entspricht. Diese Thatsache scheint mir desshalb von Bedeutung zu sein, weil sie beweist, dass in einzelnen Fällen, die durch eine bestimmte noch nicht näher untersuchte Beschaffenheit der Wand des D. Botalli sinister bedingte Eigenschaft dieses Ganges, nach der Geburt zu obliteriren, von den zweilungigen Vorfahren solcher jetzt einlungiger Schlangen durch Vererbung eben zunächst nur wieder auf den Abschnitt der Wand des D. Botalli sinister übergegangen ist, der auch bei zweilungigen Formen regelmäßig obliterirt, so dass sich in den oben erwähnten Fällen eine proximale Strecke des D. Botalli sinister erhalten musste, dem funktionell kaum eine Bedeutung zukommen dürfte.

Warum nun gelegentlich, wenn auch anscheinend sehr selten, die Obliteration der bei allen Reptilien nach der Geburt sonst regelmäßig zu Grunde gehenden Abschnitte der Pulmonalisbogen entweder vollständig oder doch theilweise unterbleibt, darüber lässt sich Bestimmtes nicht angeben. Zwei Fälle dieser Art sind zuerst von DAVENPORT (8) bei Alligator lucius gesehen und beschrieben worden, ohne dass dieser Autor jedoch angegeben hätte, welche Größe die untersuchten Thiere hatten. In beiden Fällen handelt es sich aber nur um ein unvollkommenes Wegsambleiben des D. Botalli. In dem einen Falle füllte sich nämlich bei der Injektion der Arterien sowohl das dorsale als das ventrale Ende des Ganges, während sein mittlerer Abschnitt in einen Bindegewebsstrang umgewandelt erschien. In dem anderen Falle drang die Injektionsmasse bloß in das Pulmonalisende des Ganges ein<sup>1</sup>.

Ich selbst fand zweimal bei Schlangen, und zwar in beiden Fällen immer nur auf einer Seite, einen vollkommen erhaltenen wegsamen, die A. pulmonalis mit der dorsalen Aortenwurzel in Verbindung setzenden D. Botalli. Der eine Fall betraf ein Exemplar von Boa constrictor von ungefähr  $2\frac{3}{4}$  m Länge, bei welchem sich der linke D. Botalli als rabenfederkiel dickes Gefäß wegsam erhalten hatte, während rechterseits ein Ligamentum Botalli aufgefunden

---

<sup>1</sup> Auch VAN BEMMELN (2) spricht von einem Erhaltenbleiben des D. Botalli bei Hatteria und einer Reihe von ihm untersuchter Schildkröten. Eine briefliche Anfrage an diesen Autor ergab jedoch, dass er mit seiner Angabe nur hervorheben wollte, dass Reste des D. Botalli bei diesen Formen regelmäßig erhalten bleiben, dass er diese Reste aber auf ihre Wegsamkeit hin nicht untersucht habe.

werden konnte. Ein zweites untersuchtes, gleich langes Exemplar derselben Schlangenspecies zeigte dagegen normale Verhältnisse, das heißt, es war auf beiden Seiten ein Ligamentum Botalli nachzuweisen. Der zweite Fall betraf ein ausgewachsenes Exemplar von *Coronella laevis*. Hier war es aber der *D. Botalli dexter*, welcher sich erhalten hatte. Sein Kaliber kam dem des Anfangsstückes der *A. pulmonalis (dextra)* gleich. Linkerseits fanden sich ähnliche Verhältnisse wie bei anderen einlungigen Schlangen. Das dem *D. Botalli* der rechten Seite entsprechende Stück des Pulmonalisbogens war in einen Bindegewebsstrang umgewandelt, während das dem Anfangsstücke der rechten Pulmonalarterie entsprechende Stück dieses Bogens wegsam geblieben war und, konisch endigend, dem Ligamentum Botalli zum Ausgangspunkte diente.

Einen Fall von größtentheils wegsam gebliebenen *D. Botalli* fand ich ferner bei einem Exemplare von *Coluber Aesculapii* von ca. 1 m Länge. Bei demselben war aber außerdem noch der fünfte Aortenbogen der linken Seite abnormer Weise erhalten geblieben, eine Varietät, auf die ich später noch eingehender zurückkommen werde. In diesem Falle war es der linke *D. Botalli*, der sich zwar seiner ganzen Länge nach wegsam zeigte, der aber an seiner Mündung in die dorsale Aortenwurzel obliterirt war. Er hatte nicht allenthalben das gleiche Kaliber (vgl. Fig. 2). Sein dem Pulmonalisbogenabschnitte der *A. pulmonalis (dextra)* entsprechendes Anfangsstück war ansehnlich weit, sein dem *D. Botalli dexter* entsprechender Abschnitt dagegen überaus eng.

#### Erhaltenbleiben des linken fünften Aortenbogens.

Bei dem gleichen Exemplar von *Coluber Aesculapii*, über dessen *D. Botalli sinister* eben berichtet wurde, zeigte sich außerdem noch, während seine Arterienverhältnisse im Übrigen der Norm entsprachen, ein ganz merkwürdiges Verhalten des linken Aortenbogens. Derselbe gabelte sich nämlich (Fig. 2) gleich nach seinem Austritte aus dem Herzbeutel in zwei annähernd gleich starke Äste, die dicht neben resp. hinter einander verlaufend, im Bogen dorsalwärts zogen, um sich an der Einpflanzungsstelle des *D. Botalli sinister* in die Aortenwand wieder mit einander zu vereinigen und so eine ganz schmale Arterieninsel zu bilden. Es waren also hier an Stelle eines einfachen linken Aortenbogens zwei hinter einander liegende Aortenbogen ausgebildet, die aus einem gemeinsamen Stamme der linken Aorta



entspringend, sich wieder zu einem gemeinsamen Stamme der linken Aortenwurzel vereinigten.

Ich bin der Meinung, dass wir es in dem vorliegenden Falle mit einem Erhaltenbleiben des linken fünften Aortenbogens, dessen Vorhandensein bei Reptilien-Embryonen zuerst von VAN BEMMELEN nachgewiesen wurde, zu thun haben. Freilich stimmen die Verhältnisse der caudalen von den beiden, in unserem Falle vorhandenen linken Aortenbögen nicht ganz mit denen überein, welche der fünfte Aortenbogen bei Reptilien-Embryonen darbietet. Hier entspringen nämlich der fünfte und sechste Aortenbogen beiderseits mittels kurzen gemeinschaftlichen Stammes aus dem Truncus arteriosus und münden auch wieder mittels kurzen gemeinsamen Stammes in die dorsale Aortenwurzel ein. Das letztere Verhältnis hat sich nun freilich in unserem Falle wenigstens andeutungsweise erhalten, indem die Einpflanzungsstelle des D. Botalli sinister hier thatsächlich noch dem Mündungsstücke des abnormen Aortenbogens angehört (Fig. 2). Dagegen müssen sich die Ursprungsverhältnisse dieses Aortenbogens, wenn meine Annahme bezüglich des vorliegenden Falles richtig ist, sekundär geändert haben. Wie bekannt, stellt der Truncus arteriosus der Reptilien in seinem proximalen Abschnitte ursprünglich ein einheitliches Rohr dar, welches unmittelbar an den Bulbus cordis anschließt und später dadurch eine Verlängerung in proximaler Richtung erfährt, dass sich die Wand des distalen Bulbusabschnittes in Truncuswand umwandelt. Gleichzeitig entstehen im Truncusrohre selbst Septen, die das früher einheitliche Rohr in drei Rohre zerlegen. Von diesen leitet das eine in die Pulmonalisbogen, das zweite in den linken und das dritte in den rechten Aortenbogen, sowie in die Carotis primaria (A. LANGER, 10). Das das Pulmonalisrohr des Truncus von den beiden Aortenrohren scheidende Septum nennen wir Septum aortico-pulmonale, die die beiden Aortenrohre von einander trennende Scheidewand Septum aorticum. Das letztere nimmt den Ausgangspunkt seiner Entstehung von dem Gewebssporn zwischen der Ausmündung des vierten linken Aortenbogens aus dem Truncus und der cranialen Fortsetzung des letzteren, indem dieser Gewebssporn gegen das Truncusrohr aktiv vorwächst. Das Septum aortico-pulmonale dagegen entsteht durch aktives Vorwachsen eines ähnlichen, die craniale Umrandung der gemeinsamen Ausmündung der Pulmonalisbogen aus dem Truncus bildenden Gewebsspornes. Beide Septen erreichen dann bei ihrer weiteren Entwicklung die Bulbuswülste und finden durch deren Verwachsung ihre Verlängerung

herzwärts, ein Vorgang, der von A. LANGER (10) für *Lacerta* und *Tropidonotus* genauer geschildert wurde, auf den ich aber hier nicht näher einzugehen brauche, da er für die Erklärung der Verhältnisse des uns vorliegenden Falles von keinem Belang ist.

Unter normalen Verhältnissen ist nun bei *Tropidonotus*, so weit ich an dem mir zur Verfügung stehenden Embryonenmaterial sehen kann, der fünfte Aortenbogen bereits verschwunden, wenn die Bildung des Septum aortico-pulmonale beginnt, und es ist dadurch das früher gemeinschaftliche Ursprungsstück für die fünften und sechsten Aortenbogen jeder Seite zu dem Anfangsabschnitte des betreffenden Pulmonalisbogens allein geworden. Wenn sich aber der fünfte Aortenbogen abnormer Weise länger erhält als gewöhnlich, so kann es wohl dazu kommen, dass der zwischen seinem und dem Beginne des Pulmonalisbogens befindliche Gewebssporn truncuswärts so weit vorwächst, dass schließlich diese beiden Aortenbogen, so wie die anderen Aortenbogen getrennt von einander aus dem Truncus arteriosus entspringen, und wenn sich dann die Truncussepten in der gewöhnlichen Weise entwickeln, muss nothwendiger Weise, da das Septum aortico-pulmonale von der cranialen Umgrenzung der Pulmonalisbogenöffnung des Truncus gegen diesen vorwächst und ihn in eine Aorten- und Pulmonalisabtheilung zerlegt und die erstere wieder durch die Bildung des Septum aorticum in ein rechtes und linkes Aortenrohr zerfällt, die Ausmündung eines abnormer Weise erhalten gebliebenen linken fünften Aortenbogens dem linken Aortenrohre des Truncus arteriosus zugetheilt werden, ein Verhalten, welches thatsächlich für den uns vorliegenden Fall zutrifft.

## 2. Fälle von vermeintlichem oder wirklichem Erhaltenbleiben einer oder beider *D. carotici*.

Als Ductus caroticus bezeichnet BRANDT, der diesen Ausdruck zuerst gebraucht, den Abschnitt der dorsalen Aortenwurzel, der sich zwischen den Mündungen der dritten und vierten Aortenbogen befindet. Wie RATHKE (16) gezeigt hat, findet sich dieser Abschnitt der dorsalen Aortenwurzel, er nennt ihn absteigenden Theil des Carotidenbogens, bei den meisten Sauriern zeitlebens erhalten und durchgängig. Er fehlt jedoch nach demselben Autor regelmäßig bei den Varaniden und bei den meisten Chamaeleonten. Nur bei *Chamaeleo planiceps* fand ihn RATHKE als dünnes Gefäß erhalten. Doch kann dieser Ductus caroticus auch gelegentlich bei Formen,

bei denen er sonst zeitlebens durchgängig gefunden wird, abnormer Weise obliteriren. Einen Fall der Art beobachtete BRÜCKE (7) bei einem Exemplar von Teju (*Podinema*) Teguixin.

Auch bei den Cheloniern, Crocodiliern und Schlangen fehlen die Ductus carotici den ausgebildeten Formen in der Regel.

BRANDT (3) fand nun gelegentlich der Untersuchung des Arteriensystems einer *Vipera berus* ein Gefäß, welches von der bei dieser Form nur links ausgebildeten *A. carotis communis* spitzwinkelig abgehend, diese Arterie caudalwärts mit dem linken Aortenbogen in Verbindung setzte (Fig. 3). Angeregt durch diese Beobachtung untersuchte BRANDT dann noch das Arteriensystem weiterer 29 Kreuzottern und fand bei allen, also im Ganzen bei 30 Exemplaren, das oben erwähnte Verbindungsgefäß, welches er als *D. caroticus* bezeichnet und dem absteigenden Theile des Carotidenbogens (nach RATHKE's Bezeichnung) der Saurier homologisirt, entweder wegsam oder doch wenigstens in Resten als Bindegewebsstrang, den er *Lig. caroticum* nennt, erhalten. Bei 20 erwachsenen Exemplaren fand er diesen *D. caroticus* dreimal wegsam. Bei zwei halberwachsenen und zwei lebendgeborenen Thieren erwies sich der Gang als obliterirt, und dasselbe war bei fünf todtgeborenen der Fall. Bei einem sechsten todtgeborenen Exemplare fand ihn BRANDT dagegen wieder wegsam. BRANDT kommt auf Grund dieser seiner Beobachtungen zu dem Schlusse, dass bei *Pelias berus* das Vorkommen eines wegsamen *D. caroticus* oder eines *Lig. caroticum* die Regel bilde. Derselbe Autor giebt ferner an, dass er bei drei untersuchten Exemplaren von *Tropidonotus natrix* einmal einen sehr großen wegsamen *D. caroticus* fand, während bei den beiden anderen untersuchten Thieren an seiner Stelle ein *Lig. caroticum* nachzuweisen war.

Ich will nun zunächst diesen Angaben BRANDT's gegenüber hervorheben, dass ich bei drei sorgfältig untersuchten Exemplaren von *Pelias berus*, von denen bei zweien das Arteriensystem bis in seine feineren Verzweigungen hinein vollständig mit Injektionsmasse gefüllt worden war, weder einen durchgängigen Verbindungsgang zwischen *Carotis communis* und linkem Aortenbogen an der von BRANDT angegebenen Stelle, noch auch einen Bindegewebsstrang, der als Rest eines solchen Ganges hätte gedeutet werden können, nachzuweisen im Stande war. Und eben so ergab die Untersuchung vieler anderer Schlangen<sup>1</sup> betreffs des Vorhandenseins eines solchen Ganges

<sup>1</sup> Von manchen Species, wie von *Tropidonotus natrix* und *tesselatus*, *Coluber Aesculapii* und *Coronella laevis* wurden zahlreiche Exemplare untersucht.

oder seiner Reste ein absolut negatives Resultat. Man muss daher das von BRANDT bei *Pelias berus* und *Tropidonotus natrix* beobachtete Verbindungsgefäß zwischen A. carotis communis und linkem Aortenbogen gewiss als eine abnormale Bildung ansehen und es erscheint nur auffallend, dass dieser Autor dieses abnorme Gefäß oder seine Reste in so vielen Fällen gefunden hat, während von keinem Beobachter vorher oder nachher eine ähnliche Varietät beobachtet werden konnte.

BRANDT (3) sieht nun, wie bereits erwähnt wurde, in diesem abnormen Gefäße ein Homologon des als D. caroticus bezeichneten Abschnittes der dorsalen Aortenwurzel der Saurier, eine Ansicht, die ich nicht für richtig halte. Wie seit den Untersuchungen RATHKE's (16) bekannt ist, wandern bei den Sauriern, ausgenommen sind nur die Varaniden, während sich das Herz im Verlaufe der Ontogenese caudalwärts verschiebt, die dritten Aortenbogen mit den vierten und sechsten caudalwärts und bleiben dabei stets in der nächsten Nachbarschaft der vierten Aortenbogen<sup>1</sup>. In Folge dieser Verschiebung der dritten Aortenbogen müssen sich die aus der paarigen Fortsetzung des Truncus arteriosus entstandenen Arterien, die RATHKE als Kehlungenbeinäste der Carotidenbogen bezeichnet und die den Carotides externae s. ventrales der Säuger entsprechen, sekundär verlängern, und eben so verlängern sich auch die die Fortsetzung der dorsalen Aortenwurzeln in cranialer Richtung über die Mündung der dritten Aortenbogen hinaus bildenden A. carotides internae s. dorsales.

Bei den Schlangen dagegen, RATHKE (13) hat dies für die Embryonen der Natter festgestellt und ich kann seine Angaben auf Grund eigener Untersuchungen fast in allen Punkten bestätigen, verbleiben die dritten Aortenbogen in ihrer ursprünglichen Lage, während sich die vierten und sechsten Aortenbogen mit dem Herzen allmählich von ihnen entfernen. Bei *Tropidonotus*-Embryonen gabelt sich nun der unpaare Abschnitt des Truncus arteriosus erst eine ganz kurze Strecke weit cranial von der Abgangsstelle der vierten Aortenbogen, und dieser Truncusabschnitt wird später, wenn sich die Truncussepten entwickelt haben und das Septum aorticum, welches im Truncusgebiete das rechte und das linke Aortenrohr von einander scheidet, gebildet ist, zu jenem mächtigen Aste der rechten Aorta, den RATHKE<sup>2</sup> als Carotis primaria bezeichnet hat. Dieses Gefäß

<sup>1</sup> Das Gleiche dürfte auch bei den Cheloniern und Crocodiliern erfolgen.

<sup>2</sup> RATHKE kannte diesen unpaaren Truncusabschnitt noch nicht und lässt



verlängert sich nun in Folge des oben geschilderten Auseinanderweichens der dritten und vierten Aortenbogen um ein Geringes. Ganz beträchtlich aber verlängern sich die paarigen Fortsetzungen des Truncus arteriosus bis zum dritten Aortenbogen, die man später als *A. carotides communes* bezeichnet, und außerdem verlängern sich aber natürlich auch die als *D. carotici* zu bezeichnenden Abschnitte der dorsalen Aortenwurzeln. Diese *D. carotici* verschwinden nun aber schon um die Mitte des Fruchtlebens spurlos, nachdem sie vorher allmählich enger geworden waren und in ihrem cranialen Abschnitte eine leichte Ausbiegung in dorsaler Richtung erlitten hatten (Fig. 4), wie dies RATHKE (13) bereits vollkommen richtig angegeben hat.

In der Zeit aber, in welcher die *D. carotici* bei *Tropidonotus* normaler Weise obliteriren<sup>1</sup>, ist die Entfernung zwischen den dritten und vierten Aortenbogen (vgl. Fig. 4) noch keine sehr große geworden, vielmehr nimmt diese Entfernung erst nach erfolgter Obliteration bedeutendere Dimensionen an. Nimmt man nun an, dass der *D. caroticus* abnormer Weise erhalten bleibt, so möchte man meinen, dass sich derselbe in dem Maße, in welchem die Entfernung zwischen den dritten und vierten Aortenbogen zunimmt, verlängern und schließlich eben so lang werden müsste, wie die *Carotis communis*.

In BRANDT's Fällen verband nun aber das als *D. caroticus* bezeichnete Gefäß den Anfangsabschnitt der aus der linken Fortsetzung des Truncus arteriosus hervorgegangenen *A. carotis communis* mit dem Bogen der *Aorta sinistra*. Diese Beziehungen entsprechen in keiner Weise den ursprünglichen Beziehungen des *D. caroticus*, dessen direkte Fortsetzung in cranialer Richtung bei jungen Embryonen (vgl. Fig. 4) ja die *A. carotis interna* bildet, ein Verhalten, welches bei den meisten Sauriern mehr oder weniger unverändert zeitlebens persistirt. Auf diese Differenz der Beziehungen hat jedoch BRANDT, als er das abnorme Gefäß als *D. caroticus* bezeichnete, keine Rücksicht genommen und nur nach der allgemeinen Ähnlichkeit der von Pelias berus gewonnenen Präparate mit den von Sauriern gewonnenen geurtheilt. Soll daher, wie dies BRANDT annimmt, das von ihm bei

---

daher die *Carotis primaria* durch die Vereinigung der vorher getrennten Ausmündungen der *Carotides communes* und durch Ausgesponnenwerden ihres so gebildeten gemeinsamen Anfangsstückes entstehen.

<sup>1</sup> Bei Embryonen von 5 mm Kopflänge sind sie bereits spurlos verschwunden.

*Pelias berus* und *Tropidonotus natrix* gefundene Gefäß aus dem abnormer Weise wegsam gebliebenen *D. caroticus* des Embryo hervorgegangen sein, dann muss sich in den Fällen BRANDT's die craniale Mündung dieses *D. caroticus* nicht nur über die ganze Länge des Carotidenbogens, sondern auch über den größten Theil der Länge der *Carotis communis* herzwärts verschoben haben. Mit einer derartigen Vorstellung vermag ich mich jedoch, wenn ich auch die Möglichkeit des Stattfindens einer solchen Verschiebung nicht unbedingt von der Hand weisen kann, in keiner Weise zu befreunden und bin fast überzeugt davon, dass eine derartige Verschiebung auch unter abnormen Verhältnissen nicht stattfinden wird.

Ich halte es vielmehr für viel wahrscheinlicher, dass sich in den von BRANDT beobachteten Fällen sekundär eine Verbindung zwischen *A. carotis communis* und dem linken Aortenbogen hergestellt hat, die entweder zeitlebens persistirte oder doch erst verhältnismäßig spät während des Embryonallebens der Obliteration anheimfiel.

Dass sich gelegentlich eine solche Verbindung herstellen könne, scheint mir ein Fall zu beweisen, den ich bei einem Embryo von *Tropidonotus natrix*, der dem Eie 17 Tage nach dem Ablegen entnommen war, gefunden habe. Bei diesem Embryo waren die Septen im distalen Abschnitte des Truncus schon vollkommen entwickelt und die drei Arterienrohre des Truncus von einander getrennt. Die vierten und sechsten Aortenbogen lagen von den dritten Aortenbogen schon weit entfernt, die *D. carotici* waren verschwunden und die beiden *A. carotides communes*, die noch von gleicher Stärke waren, hatten bereits eine ganz ansehnliche Länge. Während nun bei einem ungefähr gleich alten Embryo, bei dem normale Verhältnisse vorlagen, die beiden *A. carotides communes* mittels kurzen gemeinsamen Stammes (*Carotis primaria*) aus dem Truncusabschnitte der rechten Aorta entsprangen (Fig. 5), gabelte sich bei dem Embryo, dessen Arterienverhältnisse uns hier interessiren, die rechte Aorta (Fig. 6) dort, wo bei dem normalen Embryo die *A. carotis primaria* von ihr abging, in zwei Schenkel, von denen der eine schwächere etwas lateral, der andere stärkere etwas medial ausbog und die sich nach kurzem Verlaufe wieder mit einander vereinigten. Von dem medialen, zugleich auch etwas cranial vorspringenden Schenkel entsprang die *A. carotis communis sinistra*, während die *A. carotis communis dextra* aus der Vereinigungsstelle der beiden Arterienschenkel hervorging.

Ich vermag mir die Entstehung dieser so eben beschriebenen,

höchst eigenthümlichen Arterienvarietät auf keine andere Weise zu erklären, als indem ich annehme, dass in Folge unbekannter Ursachen das Anfangsstück der *A. carotis communis dextra*, welches auch unter normalen Verhältnissen dem vierten Aortenbogen an dieser Stelle sehr nahe liegt, mit ihm auf eine kurze Strecke weit verschmolzen sei.

Wenn aber, was mir der vorliegende Fall zu beweisen scheint, sich rechterseits abnormer Weise sekundär eine Verbindung zwischen *A. carotis communis* und Aortenbogen herzustellen vermag, dann ist es wohl auch denkbar, dass sich auch linkerseits gelegentlich eine solche Verbindung entweder in Form eines kurzen Gefäßrohres oder einer lokalen Verschmelzung der beiden einander nahe liegenden Gefäße entwickeln kann, eine Verbindung, die dann sekundär durch Auseinanderrücken der beiden mit einander verbundenen Gefäße eine kurze Anastomose zwischen ihnen entstehen lässt, wie sie BRANDT bei *Pelias berus* und *Tropidonotus natrix* gefunden hat.

Wenn es sich also in den angeführten Fällen BRANDT's höchst wahrscheinlich nicht um ein Bestehenbleiben des linken *D. caroticus* handelte, so hat derselbe Autor doch auch einen Fall beschrieben, in welchem thatsächlich die *D. carotici* beider Seiten erhalten gewesen sein dürften. Dieser Fall betraf ein Exemplar von *Alligator mississippiensis*, bei dem, wie BRANDT (5) berichtet, die beiden *D. carotici* zwar gut entwickelt, aber doch beinahe unwegsam gefunden wurden. Der rechte längere soll sich zwischen *A. anonyma dextra* und *Aorta dextra* befunden und, unter spitzem Winkel vom inneren Rande der *A. anonyma dextra* entspringend, zur hinteren Wand der *Aorta dextra* begeben haben. Der linke kürzere dagegen soll von dem äußeren Rande der *A. anonyma sinistra* entsprungen und an die hintere Wand der *Aorta sinistra* gelangt sein. Diese durch eine ziemlich schematische Abbildung illustrierte Beschreibung BRANDT's stimmt nun freilich nicht ganz mit den Befunden, welche MACKAY (11) und ich an Exemplaren von Crocodiliern mit erhaltenen *Ligamenta carotica* machen konnten. Trotzdem glaube ich, dass BRANDT an seinem Exemplare thatsächlich erhaltene *D. carotici* resp. *Ligamenta carotica* vor sich hatte. Freilich musste sich an diesem Exemplare, da der angebliche *D. caroticus dexter* aus der *A. anonyma dextra* entsprang, auch der dritte Aortenbogen erhalten haben, also BRANDT's *D. caroticus dexter* aus dem Reste des dritten Aortenbogens und in seiner Fortsetzung aus dem eigentlichen *D. caroticus* hervorgegangen sein (vgl. Fig. 7). Wenn aber BRANDT den *D. caroticus*

sinister aus der *A. anonyma sinistra* entspringen lässt, so liegt hier entweder ein Beobachtungsfehler oder ein Fehler in der Beschreibung vor. Denn der *D. caroticus sinister* kann bei Crocodiliern, wenn er abnormer Weise erhalten bleibt, wie dies ein Blick auf das Entwicklungsschema (Fig. 7) lehrt, nur das Anfangsstück der *A. carotis subvertebralis*, nie aber die *A. anonyma sinistra* mit der *Aorta sinistra* in Verbindung setzen.

Nach BRANDT hat MACKAY (11) über einen Fall vom Erhaltenbleiben beider *D. carotici* in Form von Bindegewebssträngen bei einem jungen Exemplare von *Crocodylus niloticus* berichtet. Bei diesem Thiere war jedoch, wie MACKAY angiebt, auch noch ein Rest des dritten Aortenbogens der rechten Seite und ein Rest der an diesen und den *D. caroticus dexter* anschließenden (vgl. Fig. 7), für gewöhnlich frühzeitig obliterirenden zweiten Wurzel der *A. carotis subvertebralis* in Form von Bindegewebssträngen erhalten. Linkerseits entsprang das als Rest des *D. caroticus sinister* erhaltene *Lig. caroticum* von der *A. carotis subvertebralis* dort, wo dieselbe vom *Truncus anonymus sinister* herkommend, auf die Dorsalseite des Ösophagus überbog, und verband dieselbe mit der *Aorta sinistra*.

Ich selbst fand bei einem jungen, offenbar ganz kurze Zeit nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei zu Grunde gegangenen Exemplar von *Alligator lucius* ähnliche Verhältnisse, wie sie von MACKAY bei einem jungen *Crocodylus niloticus* gefunden worden waren, nur fehlte bei meinem Exemplare der den Rest der rechten Wurzel der *A. carotis subvertebralis* repräsentirende Bindegewebsstrang. Es war also in meinem Falle linkerseits ein *Lig. caroticum*, rechterseits aber ein aus dem obliterirten dritten Aortenbogen und dem *D. caroticus* entstandener Bindegewebsstrang vorhanden. *Ligamenta carotica* auf beiden Seiten fand ich ferner noch bei einem ca. 1 $\frac{1}{2}$  m langen Exemplare von *Alligator lucius*, über dessen höchst merkwürdige Arterienverhältnisse weiter unten noch genauere Angaben folgen sollen.

3. Fälle, in denen gewisse Abschnitte des Carotidensystems, die unter normalen Verhältnissen zu Grunde gehen, erhalten geblieben waren.

Wie RATHKE (13) gezeigt hat, besitzt die Natter bis über die Mitte des Fruchtlebens hinaus zwei vollkommen gleich starke *A. carotides communes* (vgl. auch Fig. 5). Da sich aber die *Carotides*



internae dieser Thiere später durch einen das Foramen occipitale magnum passirenden Ast (*A. vertebralis* von RATHKE) mit der *A. basilaris* und dadurch auch unter einander in Verbindung setzen, kann nunmehr das Blut aus der *A. carotis communis sinistra* durch die *Carotis interna sinistra* und die neugebildete Anastomose in die *Carotis interna dextra* und durch diese wieder in die übrigen Endzweige der *A. carotis communis dextra* abströmen. Dies hat zur Folge, dass die *A. carotis communis dextra* gegen das Ende des Fruchtlebens immer schwächer wird und schließlich größtentheils zu Grunde geht. Nur ihr proximalster Abschnitt erhält sich in der Regel als kleiner, die Schilddrüse und die rechte Thymus mit Blut versorgender Arterienast. Ausnahmsweise kann jedoch die Obliteration dieses Gefäßstammes, der übrigens bei vielen Schlangen regelmäßig erhalten bleibt<sup>1</sup>, ausbleiben, und sich derselbe als schwaches Gefäß seiner ganzen Länge nach erhalten. Einen Fall dieser Art hat VAN BEMMELEN (1) beobachtet und abgebildet (l. c. Taf. II Fig. 5).

Ferner sind bei Crocodiliern mehrfach Fälle, in denen ein Abschnitt des Carotidensystems erhalten geblieben war, der nur beim Embryo vorhanden ist und der gewöhnlich wahrscheinlich schon einige Zeit vor der Geburt obliteriren dürfte, beobachtet worden. Diese Fälle sind desshalb von besonderem Interesse, weil sie einen Rückschluss auf die Genese des Carotidensystems der Crocodilier zu machen gestatten, die ja direkt noch nicht verfolgt werden konnte. RATHKE war der Erste, der einen solchen Fall beschrieben hat. Dieser Autor hat auch zuerst eine genaue Beschreibung der Halsarterien der Krokodile geliefert und gezeigt, dass außer der aus dem linken Truncus anonymus entspringenden, den Ösophagus von links her umgreifenden und dann an die Ventralseite der Wirbelsäule sich anlegenden *A. carotis subvertebralis*, die sich in der Nähe des Schädels in zwei, seine beiden Hälften mit Zweigen versorgende Äste theilt, noch zwei größere Halsarterien, die *A. collaterales colli* vorkommen. Dieselben entspringen in der Regel symmetrisch aus den beiden Trunci anonymi und verlaufen jederseits mit dem *N. vagus* und der *V. jugularis* kopfwärts, um schließlich in der Kiefergegend mit einem Aste der *A. carotis subvertebralis* in Verbindung zu treten.

Nun fand RATHKE (17) bei einem jungen Embryo von Alligator

---

<sup>1</sup> Vgl. RATHKE (15).

sclerops und einem fast reifen Embryo von *Crocodylus acutus* die *A. carotis subvertebralis* mit zwei aus den beiden *Trunci anonymi* hervorgehenden symmetrischen Wurzeln entspringen. Vorher schon war bei gewissen Vögeln eine ähnlich wie bei ausgebildeten Crocodiliern entspringende und verlaufende *A. carotis subvertebralis* gefunden worden. RATHKE (17) war es dann gelungen, bei Sperlings-Embryonen die Entstehungsweise dieser Arterie zu verfolgen. Er sah, wie sich hier die beiden großen, aus den *Tr. anonymi* entspringenden Arterien des Halses, die er fälschlich mit den *A. carotides communes* anderer Formen homologisirte, die vorher in der Nähe des *N. vagus* verlaufen waren, sich allmählich in dem größten Theile ihres Verlaufes durch den Hals von diesem Nerven entfernten und auf die Dorsalseite des Oesophagus rückten, so dass sie schließlich an der Ventralseite der Wirbelsäule knapp neben einander zu liegen kamen, um hier mit einander zu einem unpaaren Stamme zu verschmelzen. Dieser unpaare Stamm entsprang zuerst noch mit zwei symmetrischen Wurzeln aus den beiden *Tr. anonymi*, bald jedoch bildete sich die rechte Wurzel zurück und damit waren die Verhältnisse der *A. carotis subvertebralis* der ausgebildeten Form hergestellt.

Da RATHKE (17) weiter gefunden hatte, dass bei älteren Embryonen von Alligator sclerops, die bei jüngeren Embryonen vorhandene rechte Wurzel der *A. carotis subvertebralis* bereits fehlte, konnte er mit ziemlicher Sicherheit die Behauptung aufstellen, dass sich dieses Gefäß der Crocodilier in ganz ähnlicher Weise entwickle wie das gleiche Gefäß beim Sperling, eine Behauptung, deren Berechtigung auch noch eine weitere Stütze durch eine Beobachtung VAN DER HOEVEN's<sup>1</sup> fand, der bei einem Exemplar von *Crocodylus biporcatus* die *A. carotis subvertebralis* sich ausnahmsweise schon in der Mitte des Halses in zwei neben einander dem Kopfe zustrebende Äste theilen sah.

Da RATHKE schon bei jüngeren Embryonen von *Crocodylus acutus* die rechte Wurzel der *A. carotis subvertebralis* fehlen sah, musste er daher den früher erwähnten Fall von Vorhandensein dieser Wurzel bei einem älteren Embryo als Hemmungsbildung auffassen.

Einen ganz ähnlichen Fall von zweiwurzelliger *A. carotis subvertebralis*, wie ihn RATHKE beschrieb, hat in neuester Zeit auch DAVENPORT (8) bei einem Exemplare von Alligator lucius beobachtet.

Zu den Fällen von abnormer Weise erhaltener rechter Wurzel

---

<sup>1</sup> Vgl. RATHKE (17).

der *A. carotis subvertebralis* gehört aber auch der früher schon (pag. 429) erwähnte Fall von MACKAY, in dem Reste dieser Wurzel in Form eines Bindegewebsstranges erhalten waren. MACKAY hat übrigens an die Beschreibung dieses Falles unter Berücksichtigung der bei Vögeln gefundenen Verhältnisse Betrachtungen geknüpft, die es so gut wie sicher erscheinen lassen, dass die beiden Arterien, durch deren Verschmelzung die *A. carotis subvertebralis* entsteht, den *A. carotides internae* s. *dorsales* anderer Formen entsprechen, während die von RATHKE (18) als *A. collaterales colli* bezeichneten Arterien in den Kehlzungenbeinästen oder *Carotides ventrales* der Saurier und anderer Formen ihre Homologa hätten, eine Auffassung, die freilich VAN BEMMELEN (1) nach genauer Untersuchung der normalen Verhältnisse schon ein Jahr vor dem Erscheinen von MACKAY's Arbeit vertreten hatte.

#### 4. Fälle, in denen bestimmte Abschnitte des Aortensystems, welche unter normalen Verhältnissen zeitlebens wegsam bleiben, obliterirt waren.

Solche Fälle scheinen ungleich viel seltener zur Beobachtung zu kommen. Ein hierher gehöriger, von BRÜCKE (7) beobachteter Fall, in dem bei *Teju teguixin* der sonst bei dieser Form gewöhnlich durchgängige *D. caroticus* obliterirt gefunden wurde, ist bereits (pag. 424) erwähnt worden.

Eine zweite zu den Fällen dieser Gruppe zu zählende Varietät beobachtete K. PETER (12) an drei von vier einem Uterus entnommenen Embryonen von *Lacerta*. Bei diesen Embryonen, die noch beiderseits fünf Aortenbogen besaßen, während die ersten Aortenbogen bereits verloren gegangen waren, fehlte die paarige Fortsetzung des *Tr. arteriosus* (Fig. 8) zwischen zweitem und drittem Aortenbogen, aus der sich sonst unter normalen Verhältnissen bei *Lacerta*, nachdem die zweiten Aortenbogen schwinden, die beiden Kehlzungenbeinäste (*A. carotides ventrales* s. *externae*) entwickeln. Dagegen entsendeten die zweiten Aortenbogen, die von der Dorsalseite her aus den *Carotides dorsales* ihr Blut zugeführt erhielten, ventralwärts jene Zweige, die sonst von den *Carotides ventrales* s. *externae* abgegeben werden.

Zwei weitere hierher gehörige Fälle hatte ich selbst zu beobachten Gelegenheit. Der eine Fall betraf ein Exemplar von *Testudo graeca* mittlerer Größe, dessen Panzer über den Rücken gemessen

10 cm Länge hatte. Bei diesem Thiere fanden sich die *A. pulmonales*, die *Lig. Botalli* und die beiden Aortenbogen und Wurzeln vollkommen normal gelagert. Aus dem Truncusabschnitt der Aorta dextra entsprang wie gewöhnlich (Fig. 9) ein kurzer, starker, der *Carotis primaria* der Varaniden und Schlangen entsprechender Arterienstamm, der sich in die beiden ganz kurzen Trunci anonymi gabelte, zwischen denen wie gewöhnlich die Schilddrüse lag. Auch der linke Tr. anonymus theilte sich in normaler Weise in die ziemlich gleich starken *A. subclavia* und *A. carotis* (*A. carotis communis* der Autoren), die sich beide sowohl bezüglich ihres Verlaufes als ihrer Verästelung normal verhielten. Die beiden Äste des Tr. anonymus dexter zeigten dagegen ein sehr ungleiches Kaliber. Der stärkere Ast entsprach der *A. subclavia* der Norm, der schwächere hingegen, es war ein überaus dünnes Gefäß, verlief zwar anfänglich ganz ähnlich wie die *A. carotis* der Gegenseite, gelangte jedoch nicht so weit dorsal wie die letztere und endigte, nachdem er an die oberflächliche Halsmuskulatur Zweigchen abgegeben hatte, in den die seitliche Zungenbeingegend deckenden Muskeln. An der Stelle nun, an welcher der rechte Aortenbogen dorsalwärts umbog, entsprang aus ihm eine starke Arterie, die das gleiche Kaliber hatte wie die *A. carotis sinistra*, und die, indem sie sich medianwärts wendend, cranial aufstieg, im weiteren Verlaufe durch den Hals neben dem Vagus dieselbe Lage hatte, wie die *A. carotis* der Gegenseite und sich auch im Kopfgebiete in derselben Weise verästelte wie diese. Es entsprang somit in unserem Falle die *A. carotis dextra* nicht wie gewöhnlich aus dem Tr. anonymus dexter, sondern aus dem rechten Aortenbogen an seiner Übergangsstelle in die dorsale Aortenwurzel.

Die Erklärung der Entstehung dieser so eben beschriebenen Arterienvarietät bietet nun keine besonderen Schwierigkeiten, wenn man von der Voraussetzung ausgeht, dass auch bei den Schildkröten-Embryonen ursprünglich ähnliche Verhältnisse der Aortenbogen und Aortenwurzeln bestehen wie bei den Embryonen von *Lacerta*, wozu nach den Angaben RATHKE's (14) und den Mittheilungen VAN BEMMELEN's (2) gewiss die Berechtigung vorliegt. Zweifelsohne obliterirte bei unserem Exemplare zu einer Zeit des Embryonallebens, als die beiden *D. carotici* noch wegsam waren und die paarige Fortsetzung des Tr. arteriosus über die dritten Aortenbogen hinaus noch bestand, der rechte dritte Aortenbogen, und es wurde in Folge dessen der *D. caroticus dexter* zum Anfangsstück der *A. carotis dorsalis* der



rechten Seite, während linkerseits der D. caroticus obliterirte und sich so auf dieser Seite normale Verhältnisse herstellten. Gleichzeitig muss sich in unserem Falle aber auch die aus der rechten Fortsetzung des Truncus arteriosus entstandene, dem Kehlzungenbeinaste der Saurier entsprechende Arterie erhalten haben, während sich dieselbe Arterie der Gegenseite, wie dies bei Testudo gewöhnlich auf beiden Seiten geschehen dürfte, zurückgebildet hatte.

Nach der hier vertretenen Auffassung, bezüglich deren ich mich in voller Übereinstimmung mit VAN BEMMELEN (1) und MACKAY (11) befinde, kann also die von den meisten Autoren als A. carotis communis bezeichnete Arterie der Chelonier eben so wenig mit der A. carotis communis der Varaniden und Schlangen als mit der gleichnamigen Arterie der Säuger homologisirt werden, die ja, wie wir dies seit RATHKE wissen, aus der zwischen den vierten und dritten Aortenbogen gelegenen Strecke der paarigen Fortsetzung des Truncus arteriosus entsteht. Vielmehr entspricht sie sicherlich der A. carotis interna der genannten Formen, die, wie dies RATHKE für die Schlangen und Säuger gezeigt hat, in ihrem Anfangsstücke aus dem dritten Aortenbogen, im Übrigen aber aus der cranialen Fortsetzung der dorsalen Aortenwurzel über den dritten Aortenbogen hinaus entsteht.

Bot der eben besprochene Fall ein besonderes Interesse mit Rücksicht auf seine muthmaßliche Entwicklungsgeschichte, so ist die nunmehr zu beschreibende Varietät aus anderen Gründen nicht minder interessant. Sie betraf ein etwa  $1\frac{1}{2}$  m langes Exemplar von Alligator lucius, bei welchem die linke dorsale Aortenwurzel eine Strecke weit obliterirt und in einen Bindegewebsstrang umgewandelt war. Der Truncus arteriosus zeigte bei diesem Thiere ein vollkommen normales Aussehen und seine Arterienrohre, welche die typischen Erweiterungen aufwiesen, hatten ein der Größe des Thieres entsprechendes Kaliber, auch zeigte sich der Truncusabschnitt der linken Aorta nicht wesentlich enger als gewöhnlich. Das Foramen Panizzae zwischen linkem und rechtem Aortenrohre fand sich an normaler Stelle unmittelbar über dem Ansätze der Seminularklappen und hatte einen der Größe des Thieres entsprechenden Umfang. Das Pulmonalisrohr des Truncus verhielt sich so, wie die beiden A. pulmonales normal. Jede der letzteren stand durch ein Lig. Botalli mit der dorsalen Aortenwurzel ihrer Seite in Verbindung. Die rechte Aorta, sowie die beiden Tr. anonymi zeigten bezüglich ihres Kalibers und ihrer Verlaufsverhältnisse keinerlei Abweichungen von der Norm, auch ihre Äste waren die normalen. Nur die linke

*A. anonyma* gab einen dünnen Ast ab (Fig. 10 *A.oe*), den ich bei anderen Exemplaren von *Alligator lucius* nicht fand. Es war ihr erster Ast. Er wendete sich an der Seite des Ösophagus dorsalwärts, um sich schließlich an seiner Wand zu verzweigen. Von dieser kleinen Arterie ging nun ein Bindegewebsstrang aus (Fig. 10), der sich an der Konvexität des Bogens der rechten Aorta mit deren Wand verband. Ich halte diesen Strang für den Rest des *D. caroticus dexter* und die Strecke der kleinen Arterie von ihrem Ursprunge aus der *A. anonyma* bis zur Abgangsstelle des *Lig. caroticum* für den erhalten gebliebenen, aber ziemlich stark verkürzten, dritten Aortenbogen der rechten Seite.

Aber auch linkerseits ließ sich ein *Lig. caroticum* nachweisen. Dasselbe entsprang von der Wand der *A. carotis subvertebralis* dort, wo dieselbe an der Dorsalseite des Ösophagus angelangt, cranialwärts umbog, um sich der ventralen Fläche der Halswirbelsäule anzuschließen, von der Konvexität der hier befindlichen Krümmung und verband sich mit der Wand der linken Aorta dort, wo dieses Gefäß caudalwärts umbog. Auch der Brust- und Bauchabschnitt der rechten Aorta zeigte mit Rücksicht auf Verlauf und Astabgabe keinerlei Abweichung von der Norm. Die linke Aorta dagegen verengerte sich nach ihrem Hervortreten aus dem *Truncus arteriosus rapid* etwa bis zur Dicke eines dünnen Rabenfederkieses und setzte sich, nachdem sie einen kleinen an die Ösophaguswand ziehenden Arterienast abgegeben hatte, in einen Bindegewebsstrang von 4 cm Länge fort. Das caudale Ende dieses Stranges ging wieder über in die Wand eines an dieser Stelle blindsackartig endigenden, ampullenförmig aufgetriebenen Arterienrohres, welches caudalwärts sich wieder verschmächtigend, zuerst durch eine caudalwärts schief absteigende kurze Anastomose von 4 mm Durchmesser mit der *Aorta dextra* in Verbindung trat und hierauf als *A. coeliaca* weiterzog, um sich in der für die *A. coeliaca* von *Alligator* charakteristischen Weise zu verästeln.

Es war somit in dem vorliegenden Falle, abgesehen davon, dass der dritte Aortenbogen der rechten Seite wegsam geblieben war und sich Reste der beiden *D. carotici* in Form von Bindegewebssträngen erhalten hatten, abnormer Weise eine Strecke der linken dorsalen Aortenwurzel obliteriert. In Folge dieser Obliteration erhielt die *A. coeliaca* ihr Blut ausschließlich aus der rechten Aorta zugeführt, und das erhalten gebliebene distale Endstück der linken Aortenwurzel, welches sich wie unter normalen Verhältnissen in die *A. coeliaca*

fortsetzte, war zu einem ballonartigen Blindsack geworden, dessen Funktion möglicher Weise eine ähnliche gewesen sein dürfte, wie die des Druckreservoirs einer Druckpumpe. Aber auch der Truncusabschnitt der linken Aorta, der ja nicht wesentlich enger war als unter normalen Verhältnissen, dürfte in ähnlicher Weise funktioniert haben. Denn das aus der rechten Kammer in diesen Abschnitt der linken Aorta getriebene Blut konnte ja doch wohl nur zum allergeringsten Theile durch den kleinen Ösophaguszweig, in den sich, wie früher angegeben wurde, die linke Aorta schließlich fortsetzt, abströmen. Die Hauptmasse des in ihn hineingetriebenen Blutes musste vielmehr ihren Weg durch das Foramen Panizzæ in die rechte Aorta genommen haben. Wie ich denn überhaupt der Meinung bin, dass es nur durch das Vorhandensein des Foramen Panizzæ zu erklären ist, wenn in dem vorliegenden Falle der Truncusabschnitt der linken Aorta eine annähernd normale Weite erlangen konnte.

Jedenfalls ist der beschriebene Fall vor Allem deshalb interessant, weil wir an ihm ein Gefäß theilweise obliterirt sehen, welches zwar unter normalen Verhältnissen bei keiner Reptilienform fehlt, wohl aber bei allen Vögeln seiner ganzen Länge nach schon ziemlich frühzeitig während des Embryonallebens zurückgebildet wird.

Innsbruck, im Juli 1901.

## Verzeichnis der benutzten Litteratur.

- 1) BEMMELEN, J. F. VAN, Beiträge zur Kenntniss der Halsgegend bei Reptilien. 1. Anatomischer Theil. Mededeelingen tot de Dierkunde. Tijdschrift van het Genotschap Natura artis magistra te Amsterdam. 1887.
- 2) ——— Über die Entwicklung der Kiementaschen und der Aortenbogen bei den Seeschildkröten, untersucht an Embryonen von *Chelonia viridis*. Anatom. Anzeiger. Bd. VIII. 1893.
- 3) BRANDT, E., Über einen eigenthümlichen, später meist obliterirenden Ductus caroticus der gemeinen Kreuzotter (*Pelias berus*). Mélange biologiques. Bd. V. 1865.
- 4) ——— Über den Ductus caroticus der lebendig gebärenden Eidechse (*Lacerta crocea* s. *Zootoca vivipara*). Mélange biologiques. Bd. VI. 1867.
- 5) ——— Über den Ductus caroticus des mississippischen Alligators. Bull. de l'acad. de sc. de St. Pétersbourg. Bd. XVII. 1872. pag. 307—309.
- 6) BRENNER, A., Über das Verhältniss des N. laryngeus inferior vagi zu einigen Aortenvarietäten des Menschen und zu dem Aortensystem der durch Lungen athmenden Wirbelthiere überhaupt. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abth. 1883.

- 7) BRÜCKE, E., Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Physiologie des Gefäßsystems. Denkschriften der kais. Akademie der Wissenschaften (math.-naturw. Klasse). Bd. III. Wien 1852.
- 8) DAVENPORT, C. B., Note on the Carotids and the Ductus Botalli of the Alligator. Bull. of the Museum of comp. Zool. at Harvard College. Vol. XXIV. No. 2. 1893.
- 9) FRITSCH, G., Zur vergleichenden Anatomie der Amphibienherzen. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1869.
- 10) LANGER, A., Über die Entwicklungsgeschichte des Bulbus cordis bei Amphibien und Reptilien. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXI. 1894.
- 11) MACKAY, J. Y., The Development of the branchial arterial arches in birds, with special reference of the origin of the subclavians and carotids. Phil. Trans. of the Royal Soc. of London. Vol. CLXXIX. 1888.
- 12) PETER, K., Mittheilungen zur Entwicklungsgeschichte der Eidechse. Archiv für mikr. Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. LVII. 1901.
- 13) RATHKE, H., Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg 1839.
- 14) ——— Über die Entwicklung der Schildkröten. Braunschweig 1848.
- 15) ——— Über die Carotiden der Schlangen. Denkschriften der kais. Akademie der Wissenschaften (math.-naturw. Klasse). Bd. XI. Wien 1856.
- 16) ——— Untersuchungen über die Aortenwurzeln und die von ihnen ausgehenden Arterien der Saurier. Denkschriften der kais. Akademie der Wissenschaften (math.-naturw. Klasse). Bd. XIII. Wien 1857.
- 17) ——— Bemerkungen über die Entstehung der bei manchen Vögeln und den Krokodilen vorkommenden unpaarigen gemeinschaftlichen Carotis. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1858.
- 18) ——— Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodile. Braunschweig 1866.

## Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIV.

- Fig. 1. Aortenbogen, Aortenwurzeln und Ligamenta Botalli einer ca. 1 m langen Coluber Aesculapii. *A.c.c* A. carotis communis, *A.p* A. pulmonalis, *A.v* A. vertebralis, *d.A.W* dorsale Aortenwurzel, *l.B* Lig. Botalli, *P.Bl* Pulmonalisblindsack, *P.St* Pulmonalisstamm.
- Fig. 2. Aortenbogen und Aortenwurzeln eines Exemplars von Coluber Aesculapii, bei dem sich abnormer Weise der fünfte linke Aortenbogen erhalten hatte und der D. Botalli sinister größtentheils wegsam geblieben war. *IV*, *V.A.B* vierter, fünfter Aortenbogen, *A.c.c* A. carotis communis, *A.p* A. pulmonalis, *A.v* A. vertebralis, *d.A.W* dorsale Aortenwurzel, *D.B* D. Botalli, *l.A* linke Aorta, *r.A* rechte Aorta, *P.St* Pulmonalisstamm.
- Fig. 3. Linke Seitenansicht der Aortenbogen und der A. carotis communis einer erwachsenen Kreuzotter (nach BRANDT). *A.d* Aorta dextra, *A.s* Aorta sinistra, *A.c* A. carotis communis, *A.th* A. thyreoidea, *D.c.?* vermeintlicher Ductus caroticus.



- Fig. 4. Linke Seitenansicht der Aortenbogen eines *Tropidonotus*-Embryos von 4 mm Kopflänge. Nach einer Profilkonstruktion. *III, IV.A.B* dritter, vierter Aortenbogen, *l.P.B* linker Pulmonalisbogen, *d.A.W* dorsale Aortenwurzel, *D.c* Ductus caroticus, *C.c* A. carotis communis, *C.v* A. carotis ventralis, *C.d* A. carotis dorsalis.
- Fig. 5. Aortenbogen eines älteren *Tropidonotus*-Embryos, von der cranialen Seite aus betrachtet. *A.c.c* A. carotis communis, *C.pr* A. carotis primaria, *r, l.A* rechtes und linkes Aortenrohr, *P.St* Pulmonalisrohr des Truncus, *r, l.P.B* rechter, linker Pulmonalisbogen.
- Fig. 6. Aortenbogen eines 17 Tage nach dem Ablegen dem Ei entnommenen *Tropidonotus*-Embryos, von der cranialen Seite her betrachtet (nach einer Horizontalkonstruktion). Buchstabenbezeichnung wie bei Fig. 5.
- Fig. 7. Entwicklung der Aortenbogen und Aortenwurzeln bei Crocodiliern. Schema. *A.c.s* A. carotis subvertebralis, *A.c.i* A. carotis interna, *A.c.c* A. collateralis colli, *A.coe* A. coeliaca, *A.s* A. subclavia, *r, l.A.B* rechter, linker Aortenbogen, *D.B* Ductus Botalli, *C.B* Carotidenbogen, *D.c* Ductus caroticus.
- Fig. 8. Linke Seitenansicht der Aortenbogen eines *Lacerta*-Embryos nach K. PETER.
- Fig. 9. Ansicht der Aortenbogen und Aortenwurzeln einer *Testudo graeca*, bei der die A. carotis dextra aus dem rechten Aortenbogen entsprang. *A.c* A. carotis, *A.p* A. pulmonalis, *A.s* A. subclavia, *d.A.W* dorsale Aortenwurzel.
- Fig. 10. Dorsalansicht der Aortenbogen und Aortenwurzeln, sowie der von ihnen entspringenden Arterien eines Exemplars von *Alligator lucius* von ca. 1½ m Länge. *A.c.c* A. collateralis colli, *A.c.s* A. carotis subvertebralis, *A.oe* A. oesophagea, *A.p* A. pulmonalis, *A.coe* A. coeliaca, *A.s* A. subclavia, *l.c* Ligamentum caroticum, *l, r.A* linke, rechte Aorta.
-



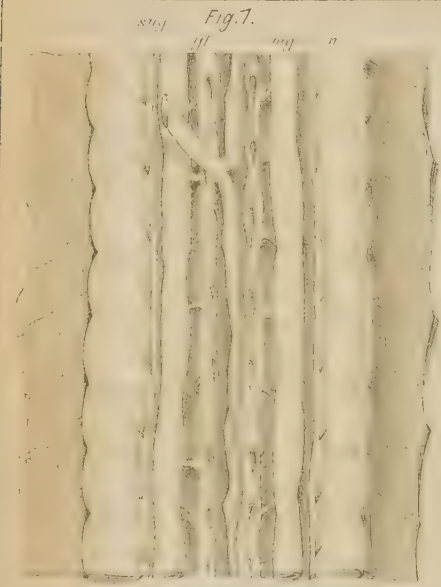


Fig. 7.

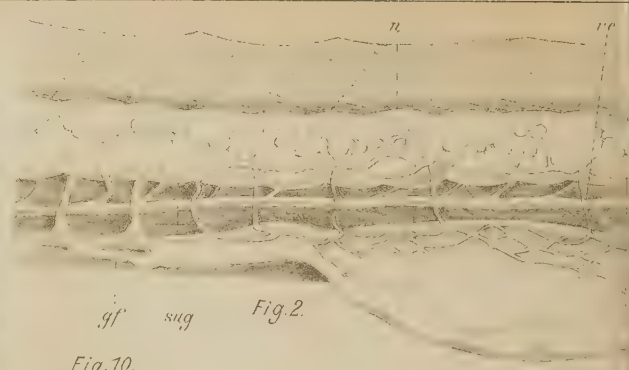
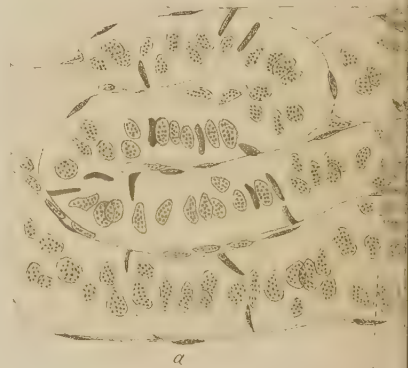


Fig. 2.

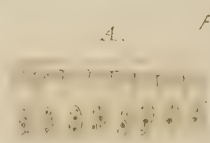
Fig. 10.



Fig. 4.



a



A.

Fig. 8.



B.

Fig. 6.

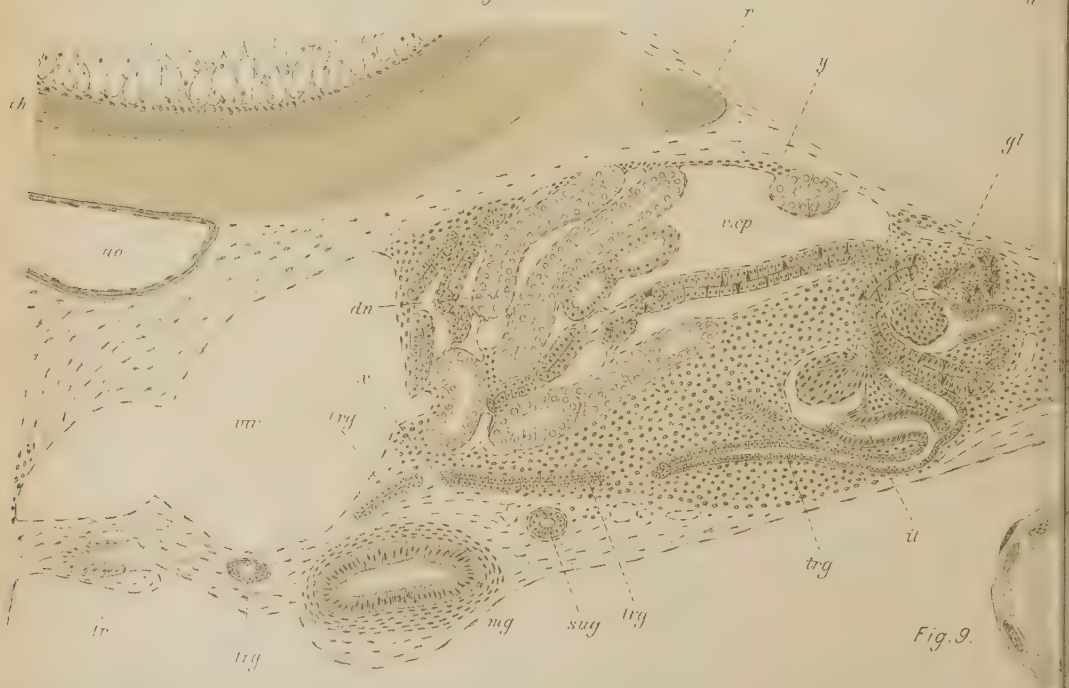


Fig. 9.

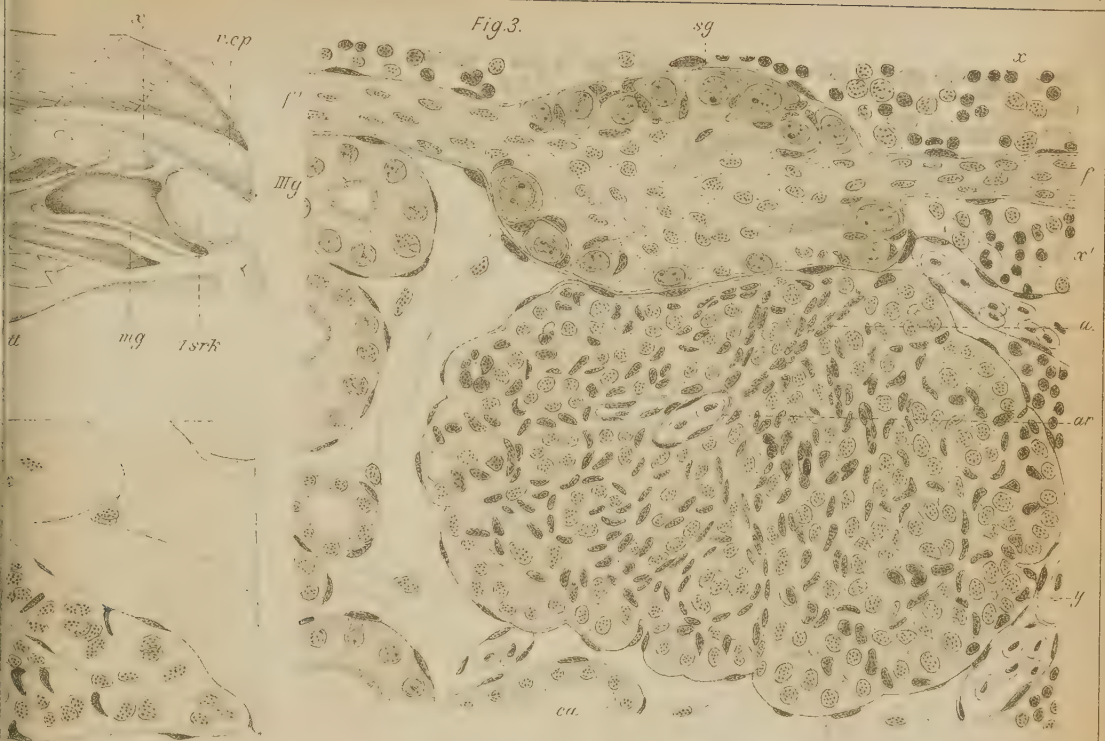








Fig. 16.

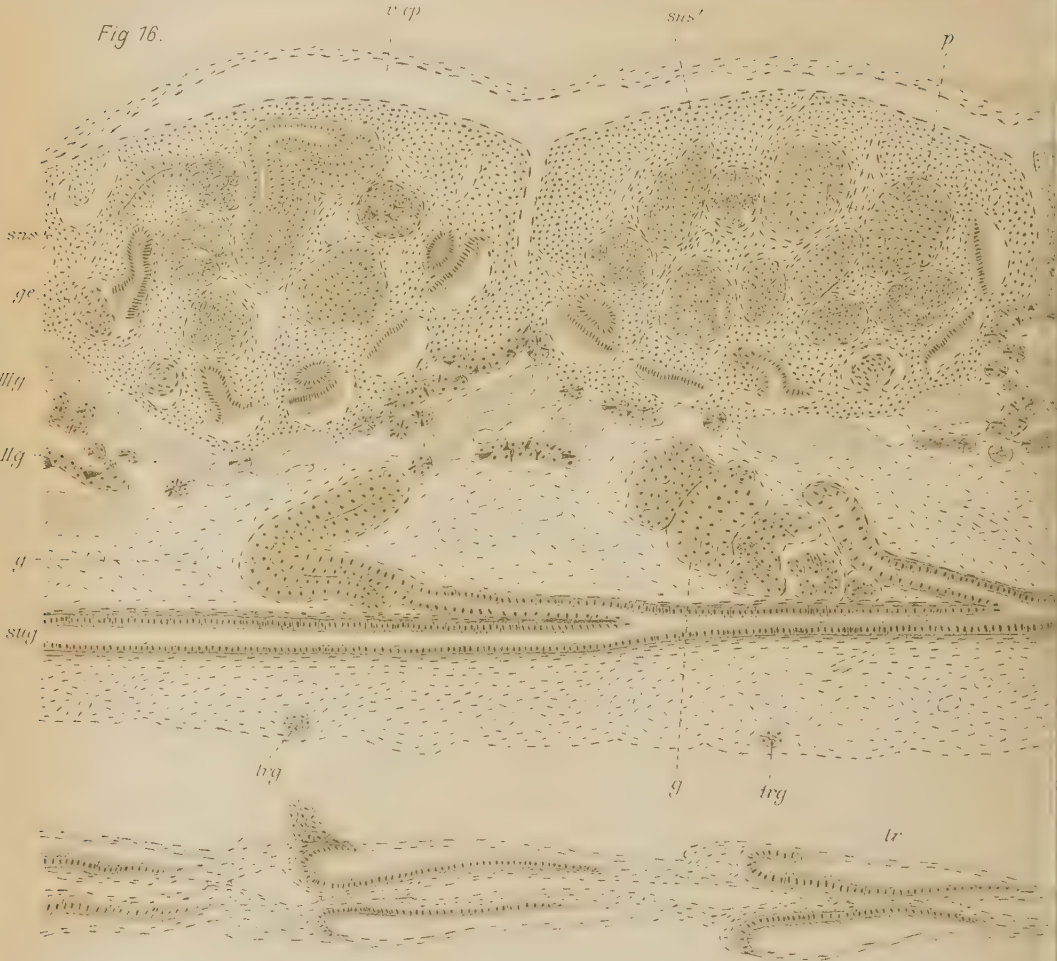


Fig. 13.

Fig. 12.





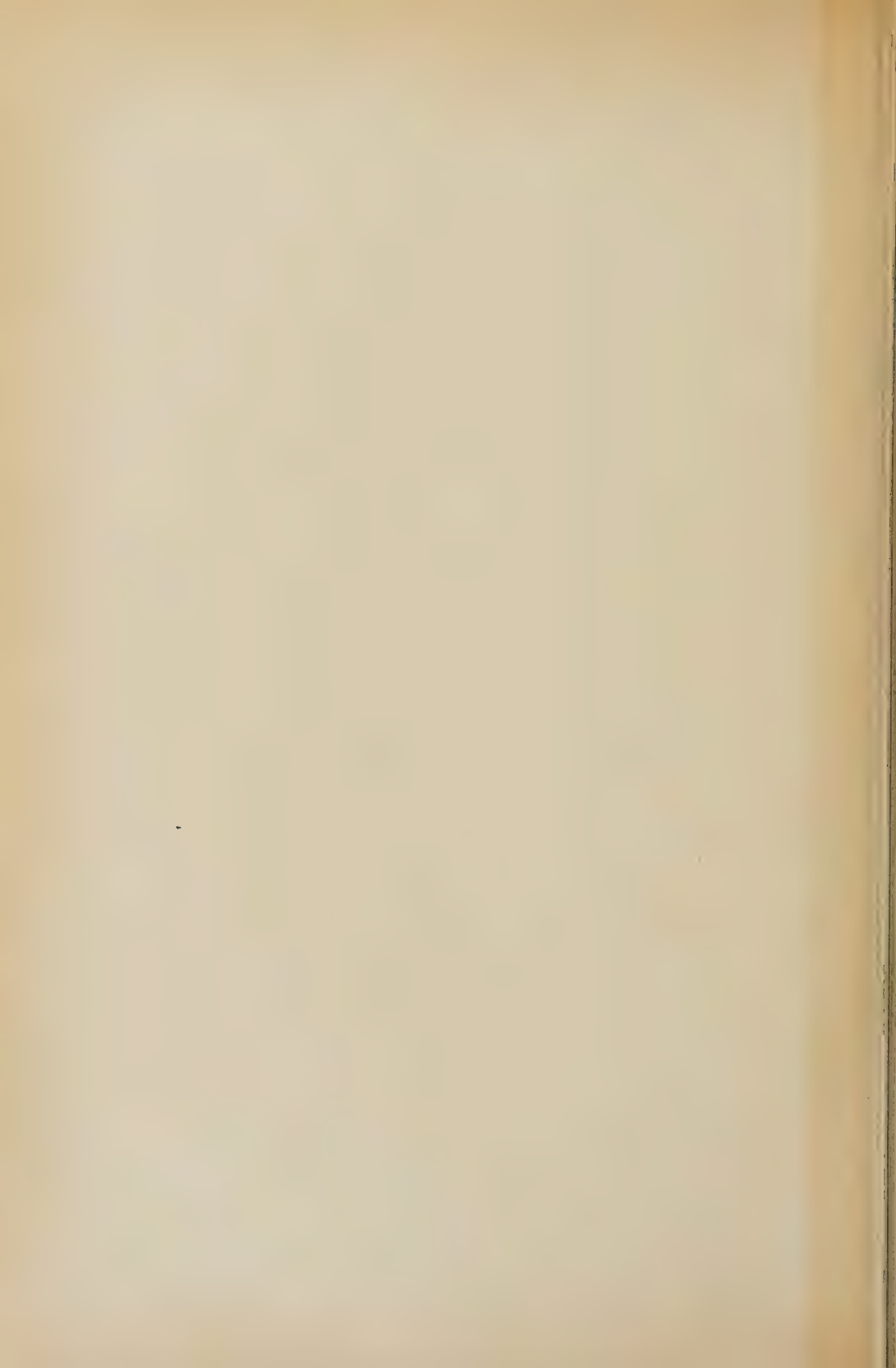
Fig. 11.

Fig. 17

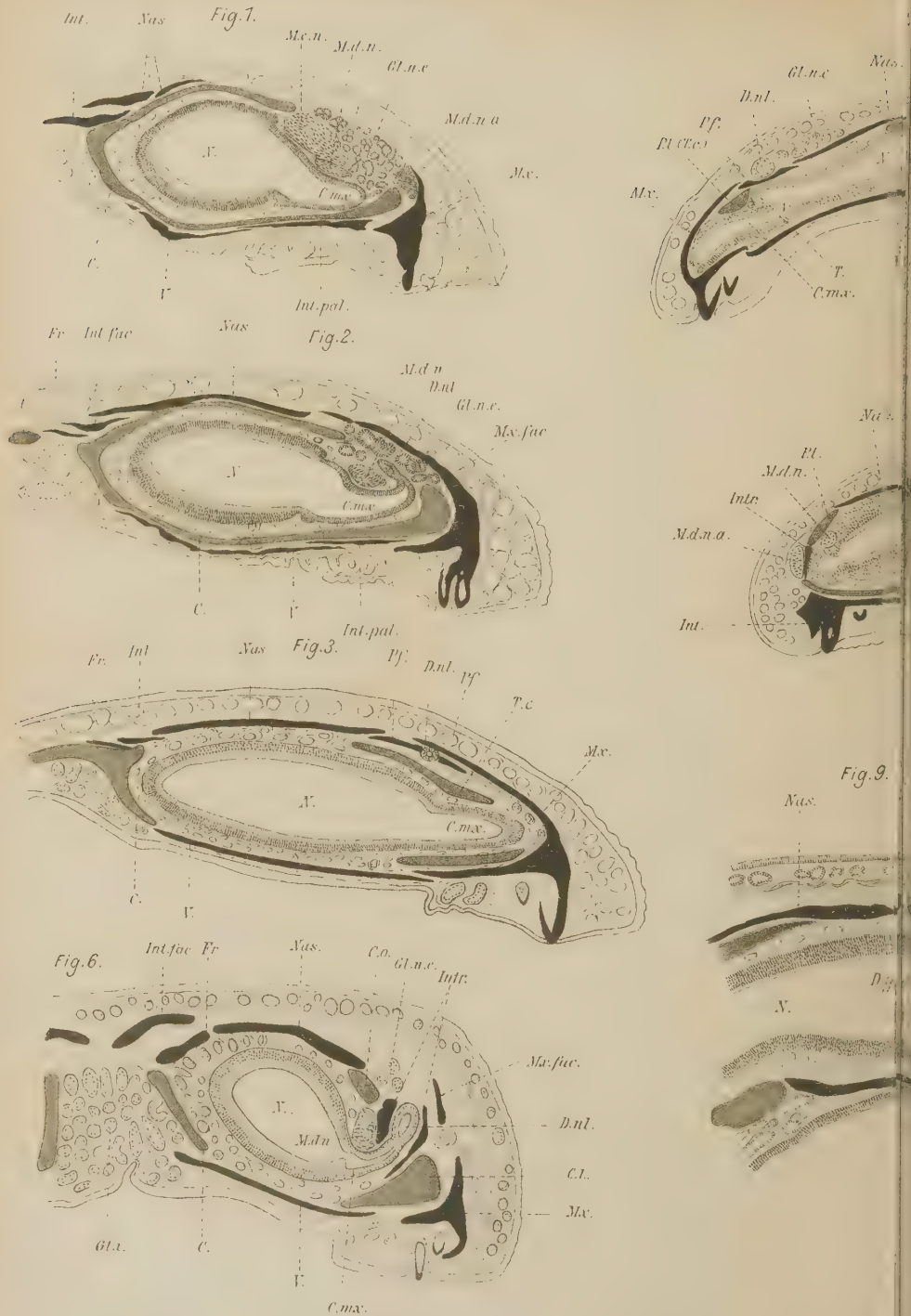
Fig. 15.

Fig. 14.









5.

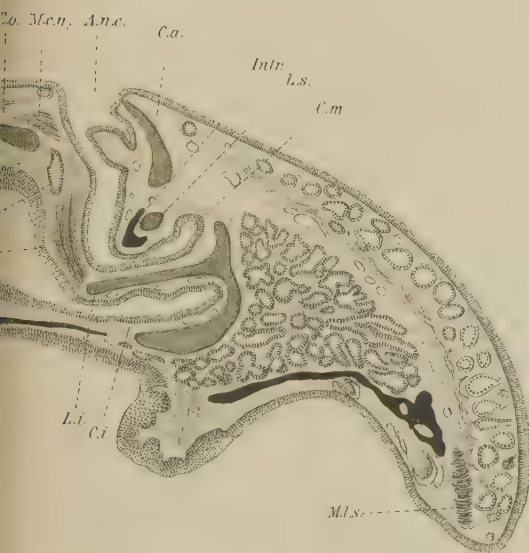
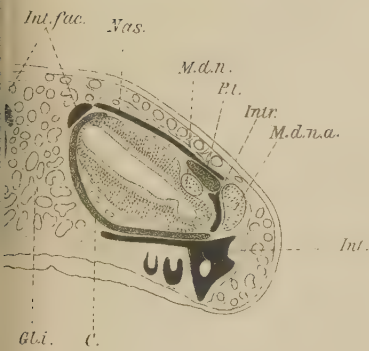
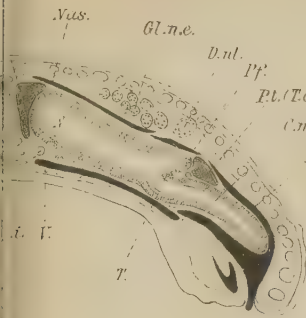


Fig.10.

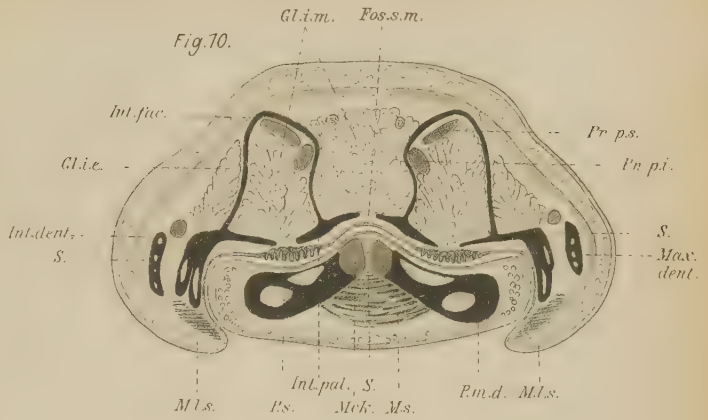


Fig.7.

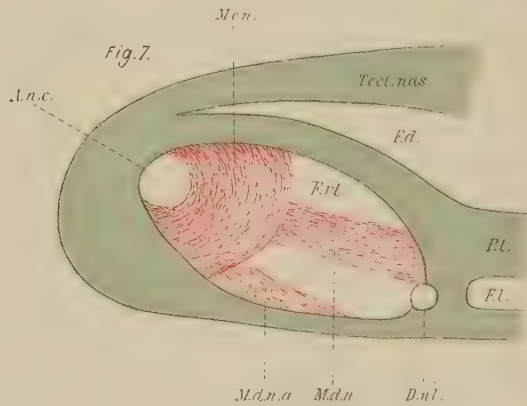
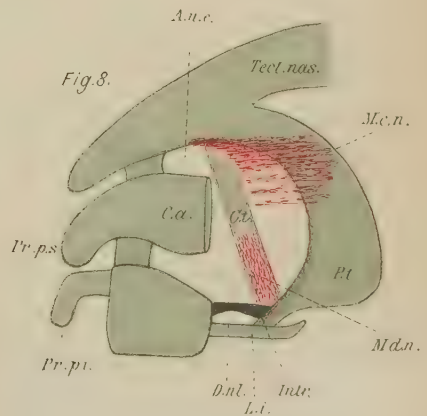


Fig.8.









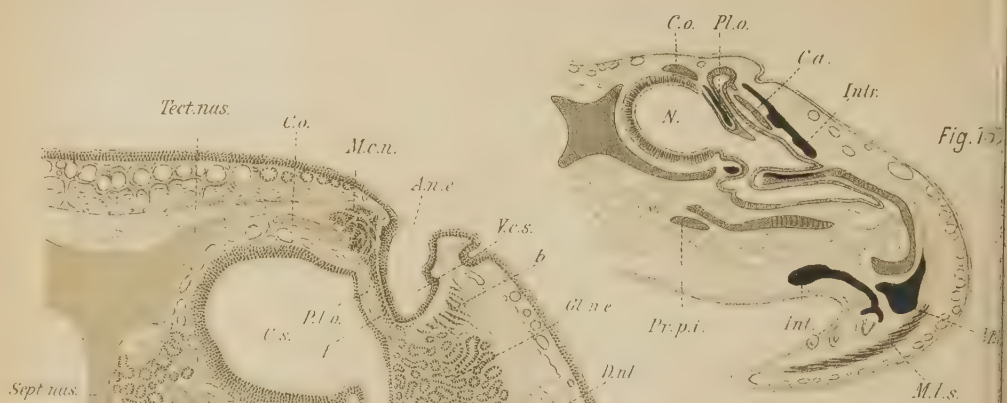




Fig. 13.



Fig. 14.







Fig. 1.

15

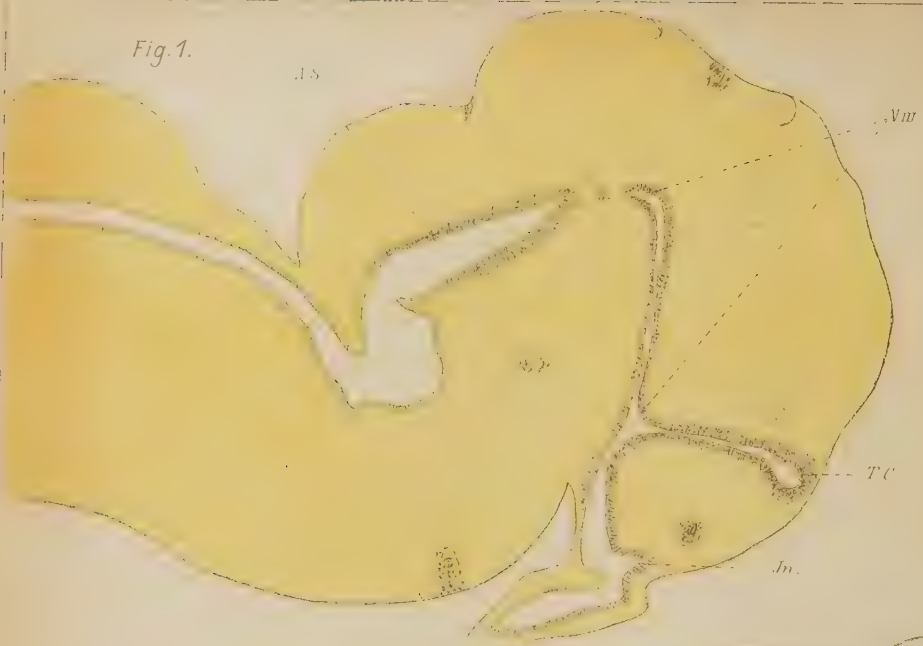


Fig 2



Fig 4



Fig 6.

A. off.

E. s.

Fig 5

14.

gh.s.

Npre

Fig. 3.

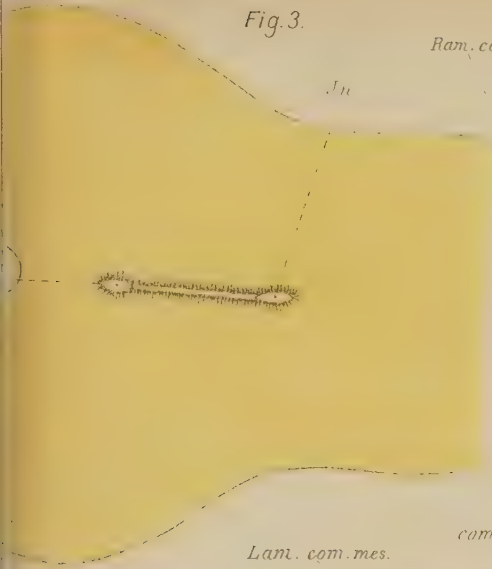


Fig. 9.



Fig. 16.



Fig. 7.

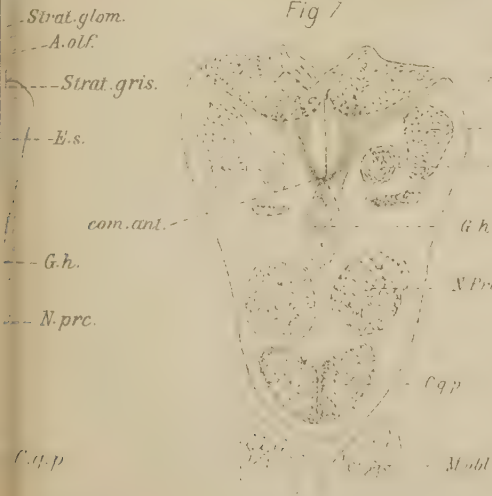


Fig. 8.





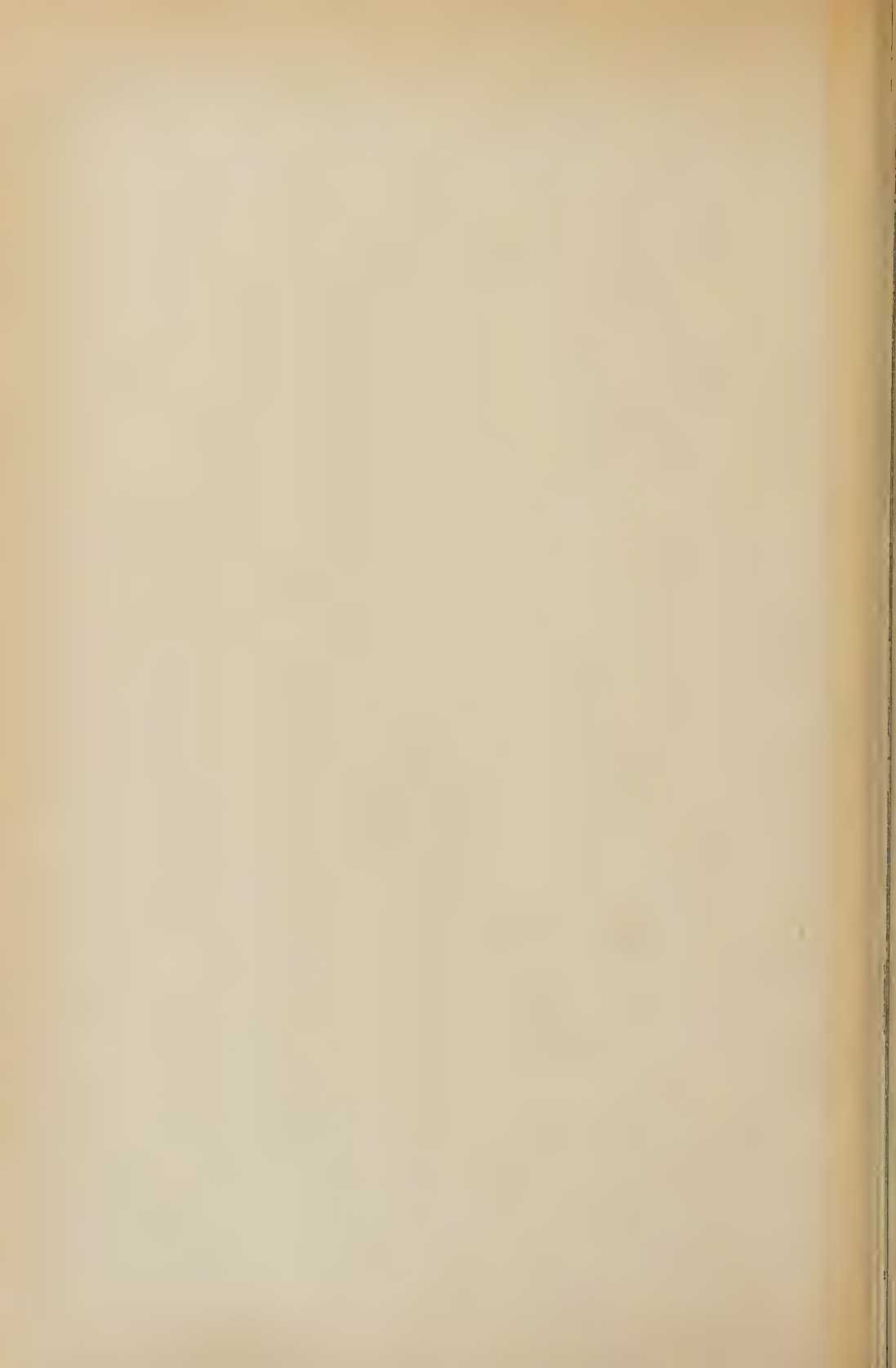




Fig.12.

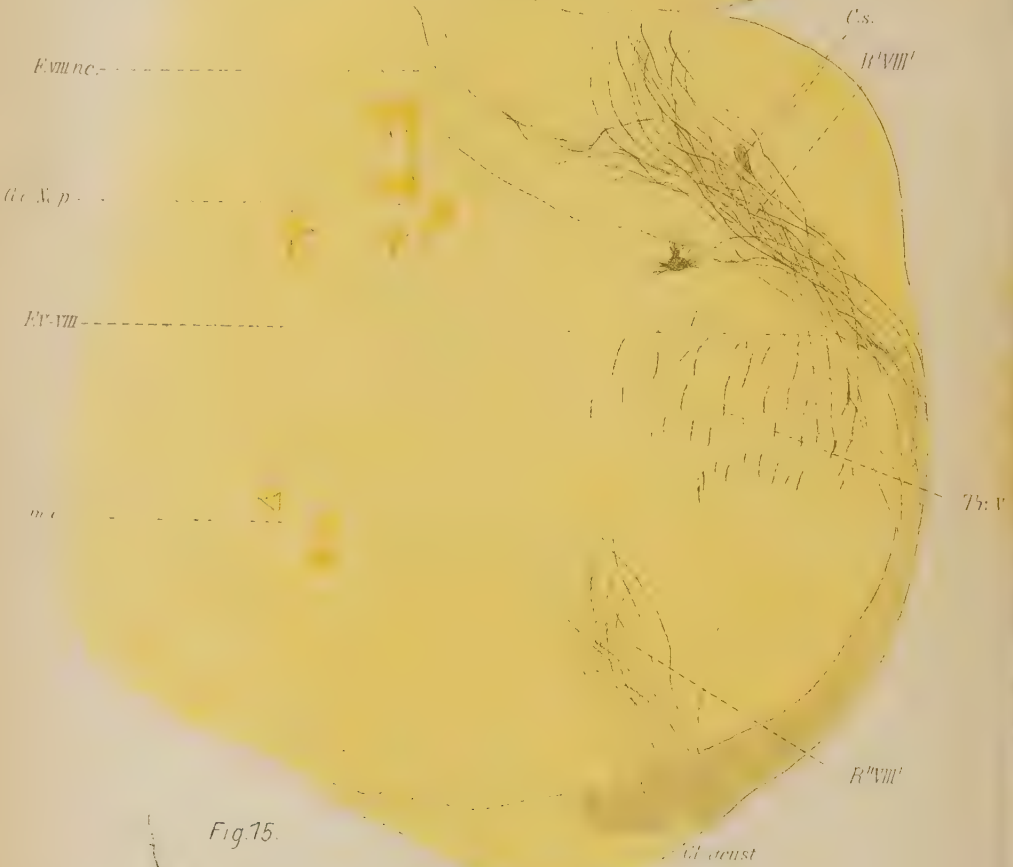


Fig.15.

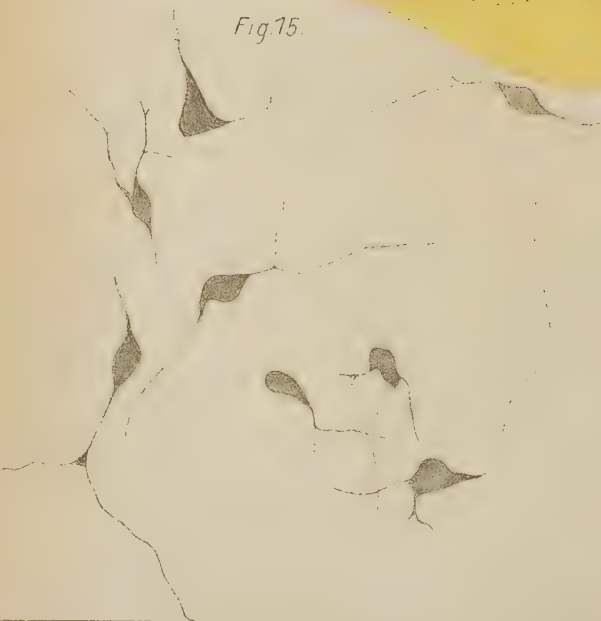


Fig. 13.

*Gl. acust.*

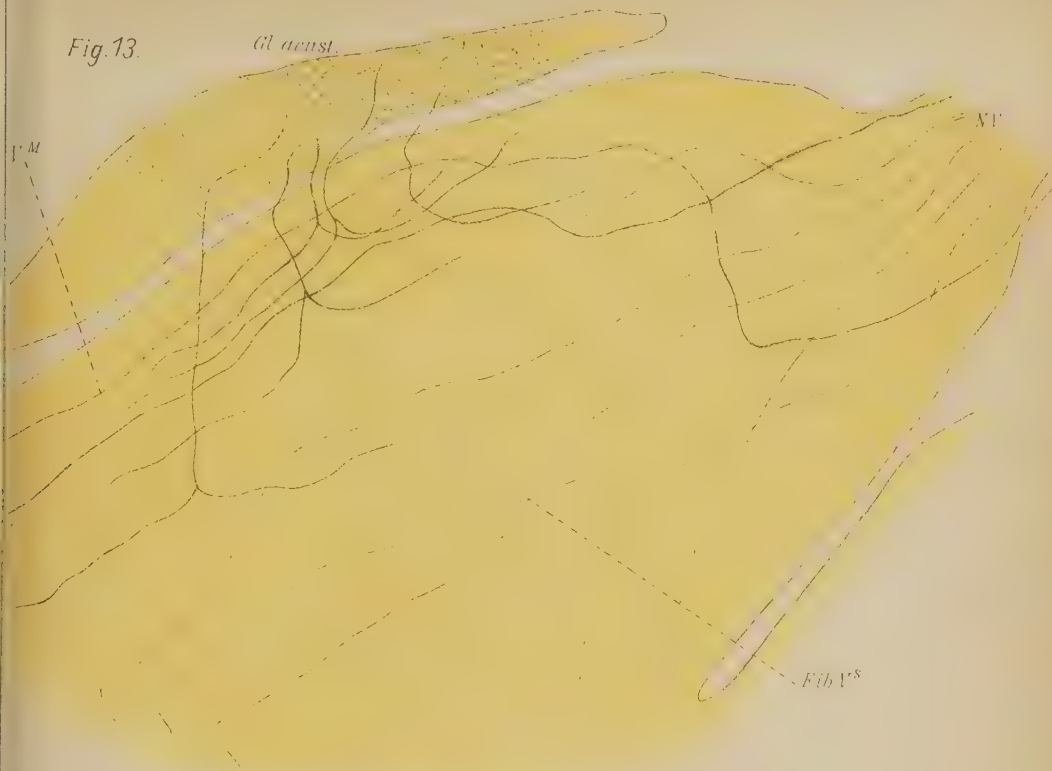


Fig. 17



Fig 18







Fig. 19.

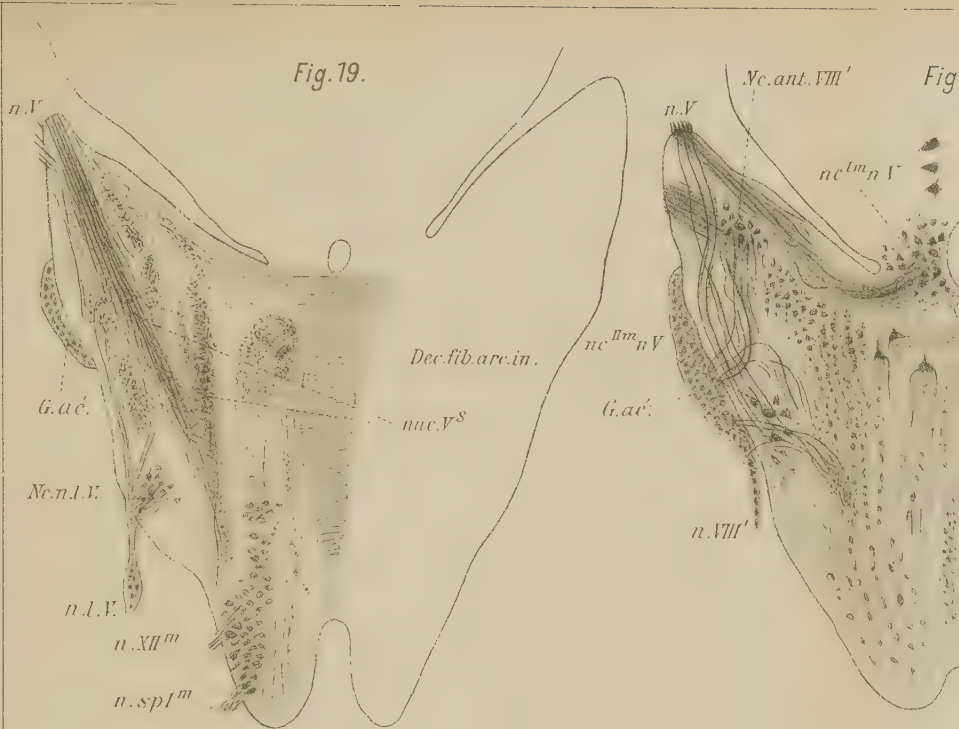


Fig. 21.



Fig. 22.

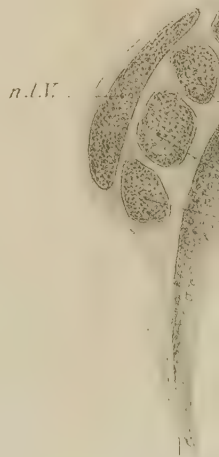








Fig. 23.



Fig. 10.



Fig. 11

*b f d r III'*

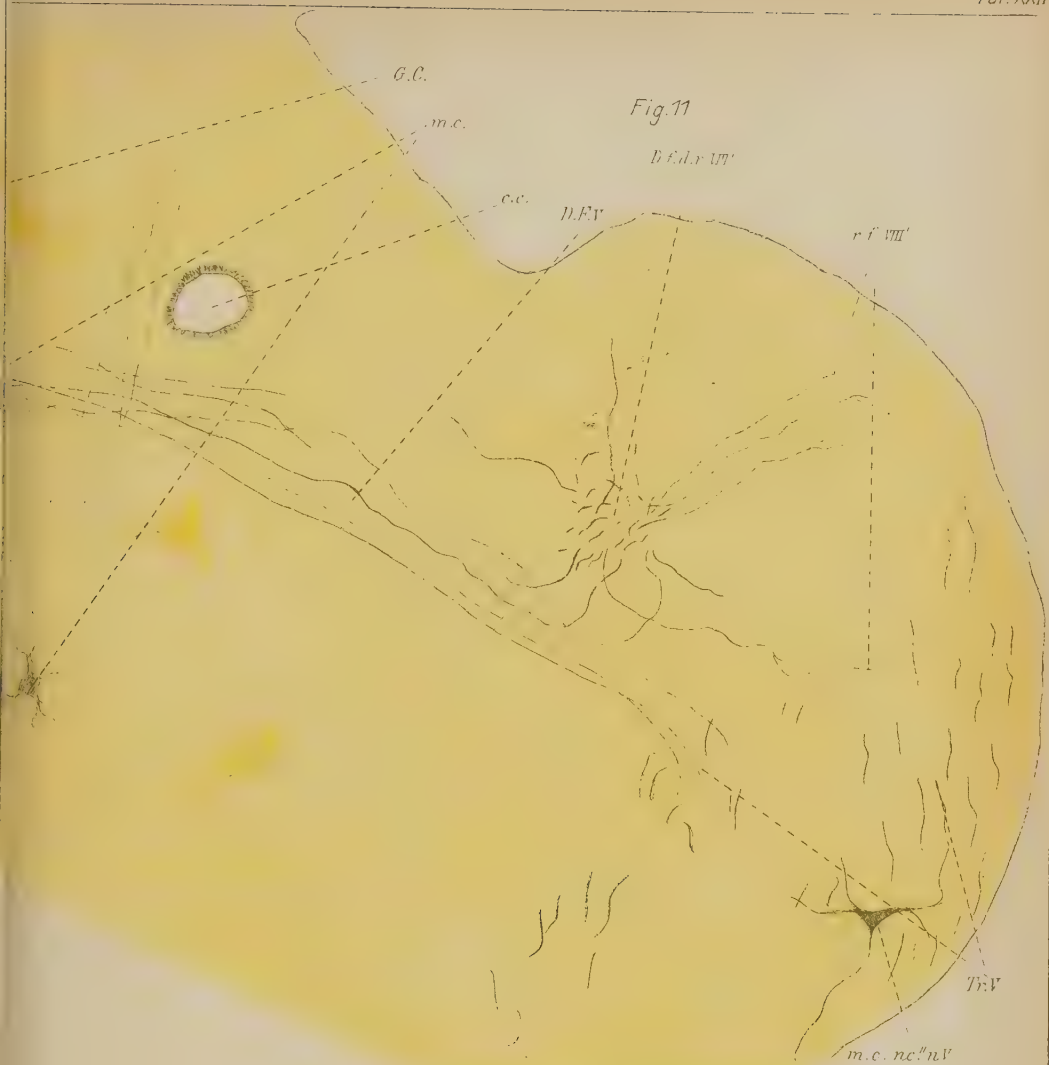


Fig. 14.

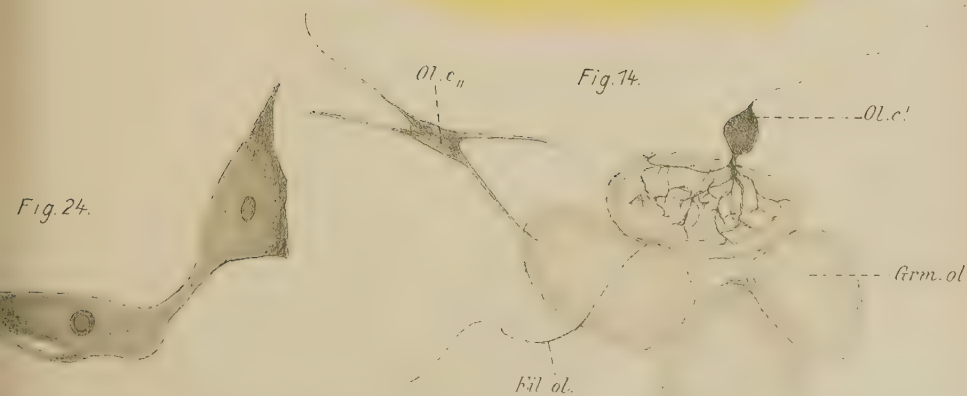


Fig. 24.



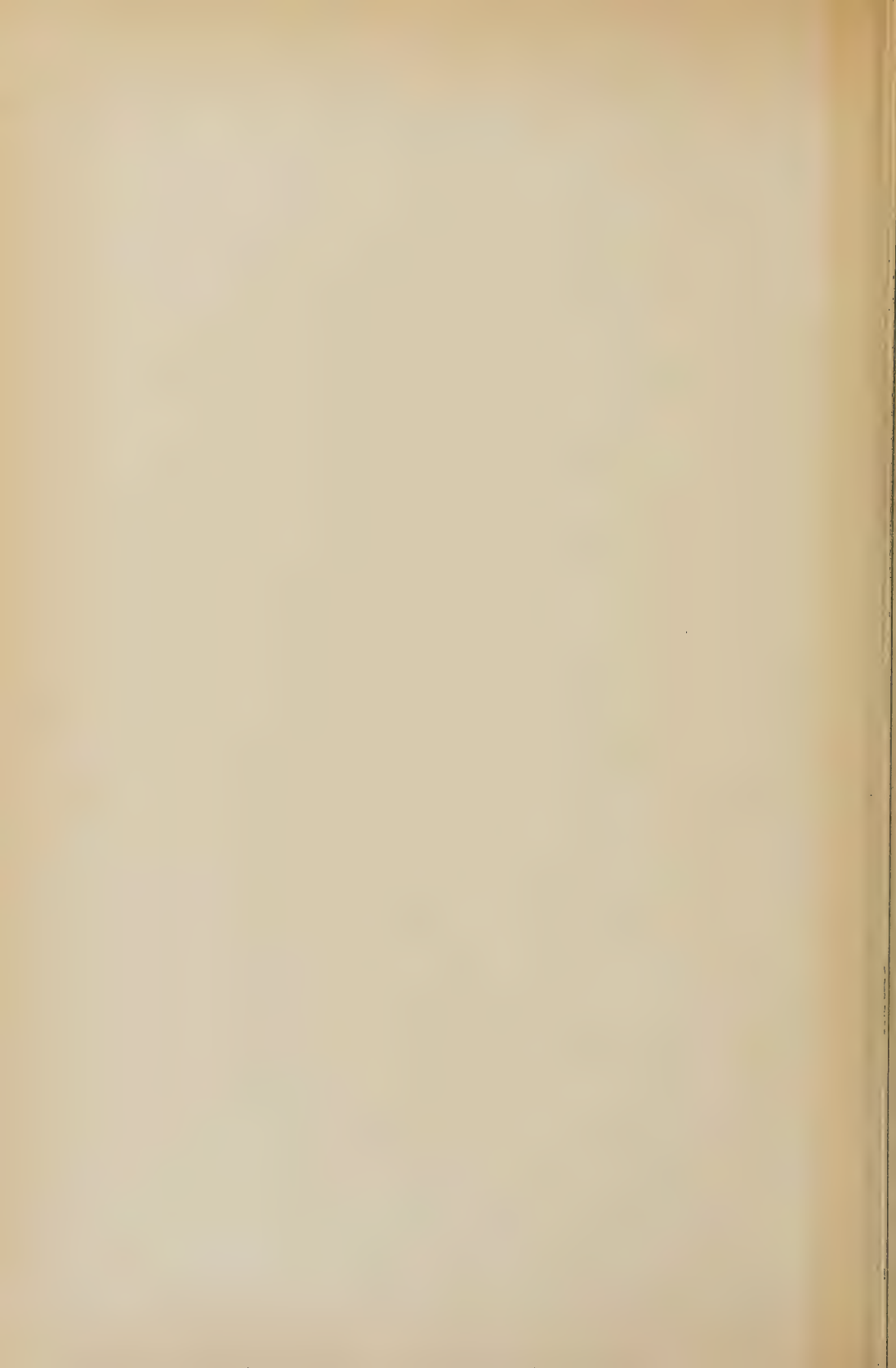
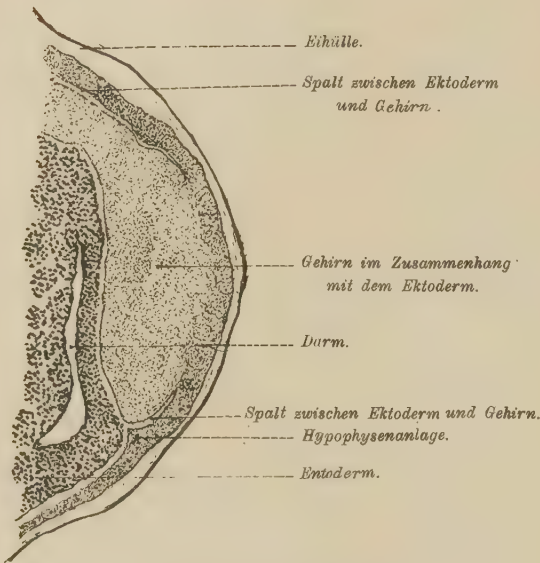




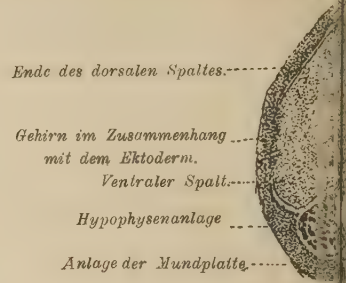


Fig. 1.



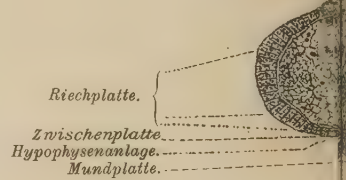
6 Tage alter Embryo, Kopfspitze auf dem Medianschnitt  
(10  $\mu$ ) 1:100.

Fig. 2.



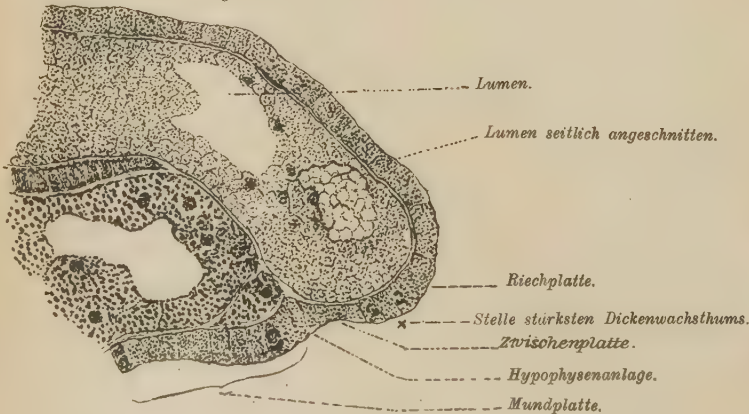
7 Tage alter Embryo  
(1:100)

Fig. 4.



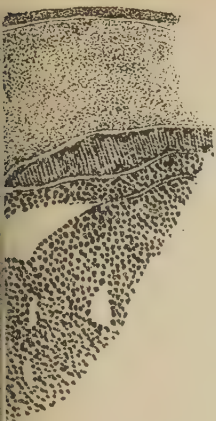
9 Tage alter Embryo  
(10  $\mu$ )

Fig. 5.

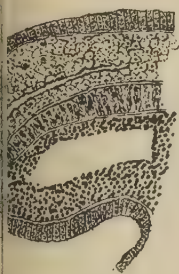


10 Tage alter Embryo — Kopf median  
(6  $\mu$ ) 1:150.

Medianschnitt durch den Kopf  
(6  $\mu$ )



Kopf auf dem Medianschnitt  
1 : 100.



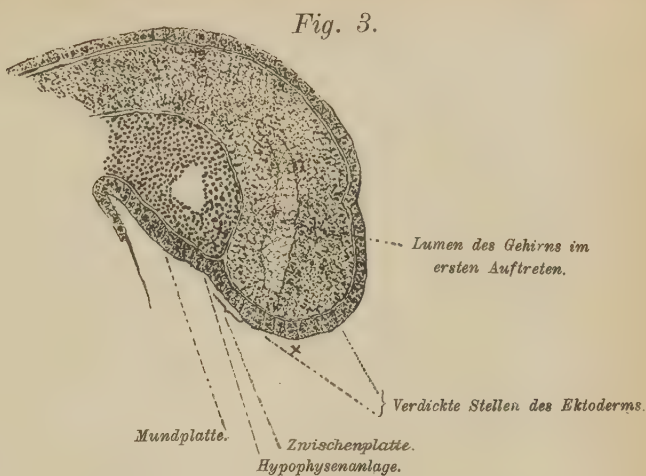
Medianschnitt des Kopfes  
1 : 100.

Fig. 6.



Riechgrube.  
Riechplatte.  
Zwischenplatte.  
Hypophysenanlage.  
Mundplatte, sich zur  
Mundbucht einstülpend.

des 11 Tage alten Embryo  
150.

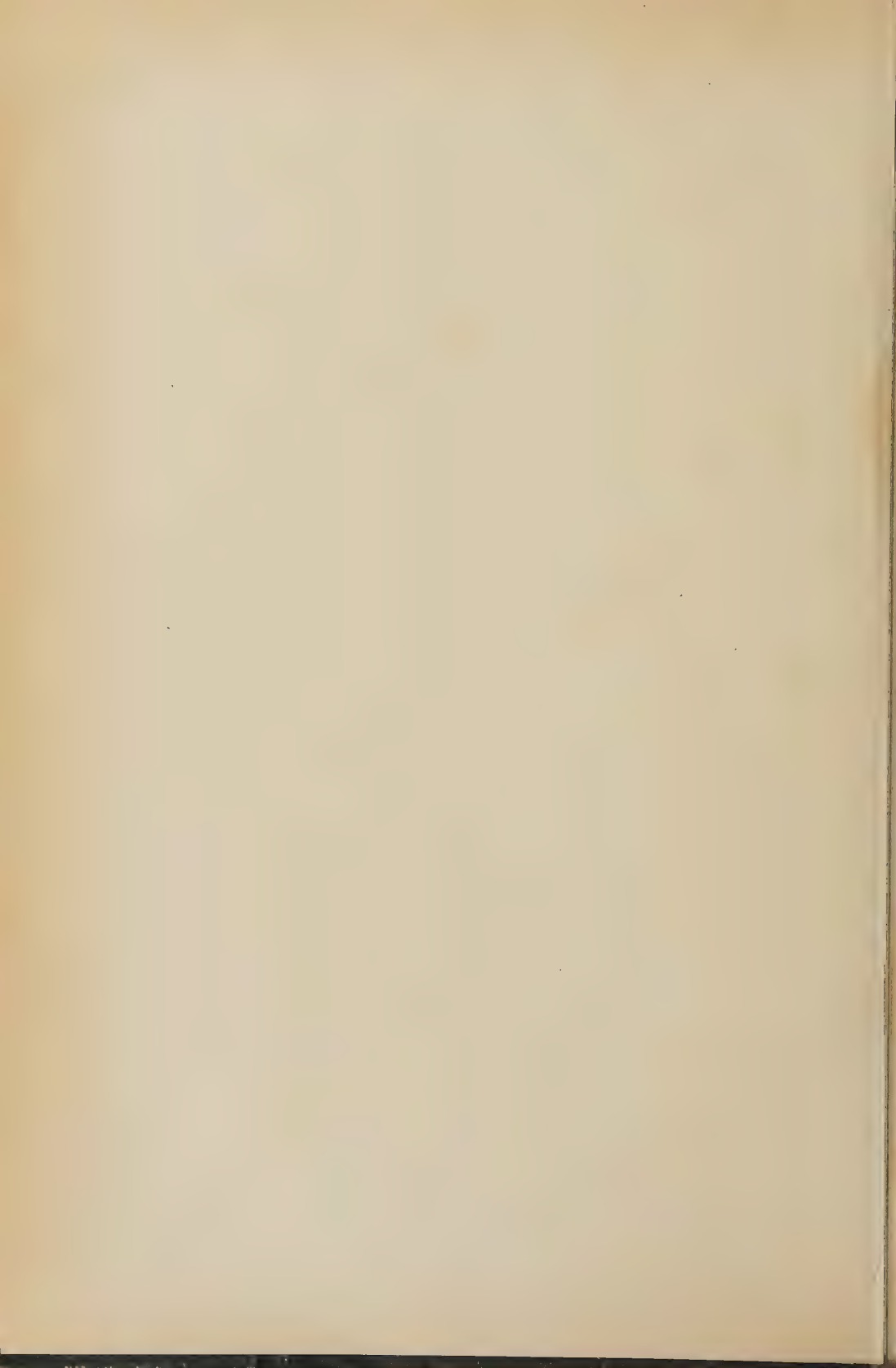


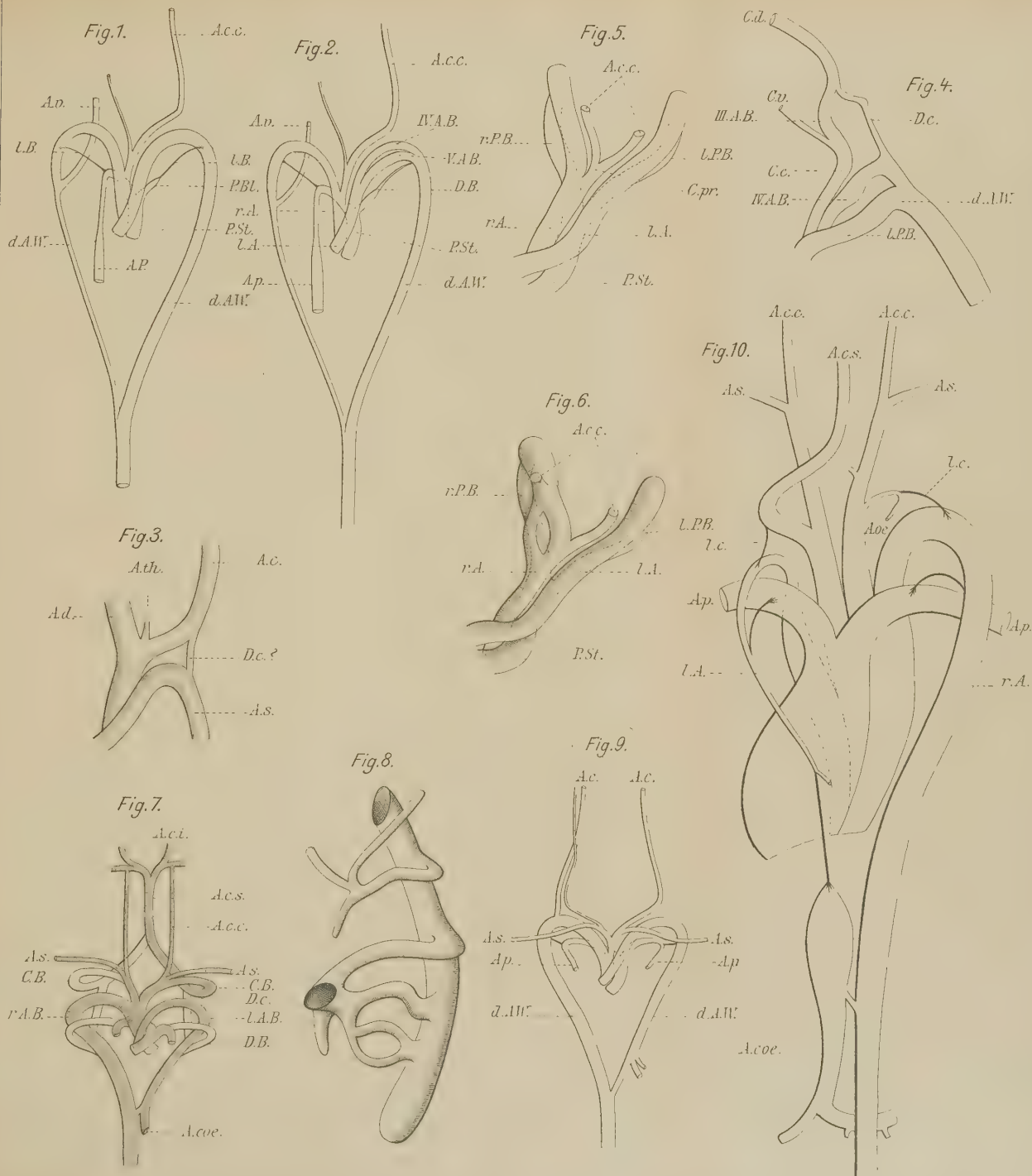
8 Tage alter Embryo, Medianschnitt der Kopfspitze  
(6  $\mu$ ) 1 : 100.



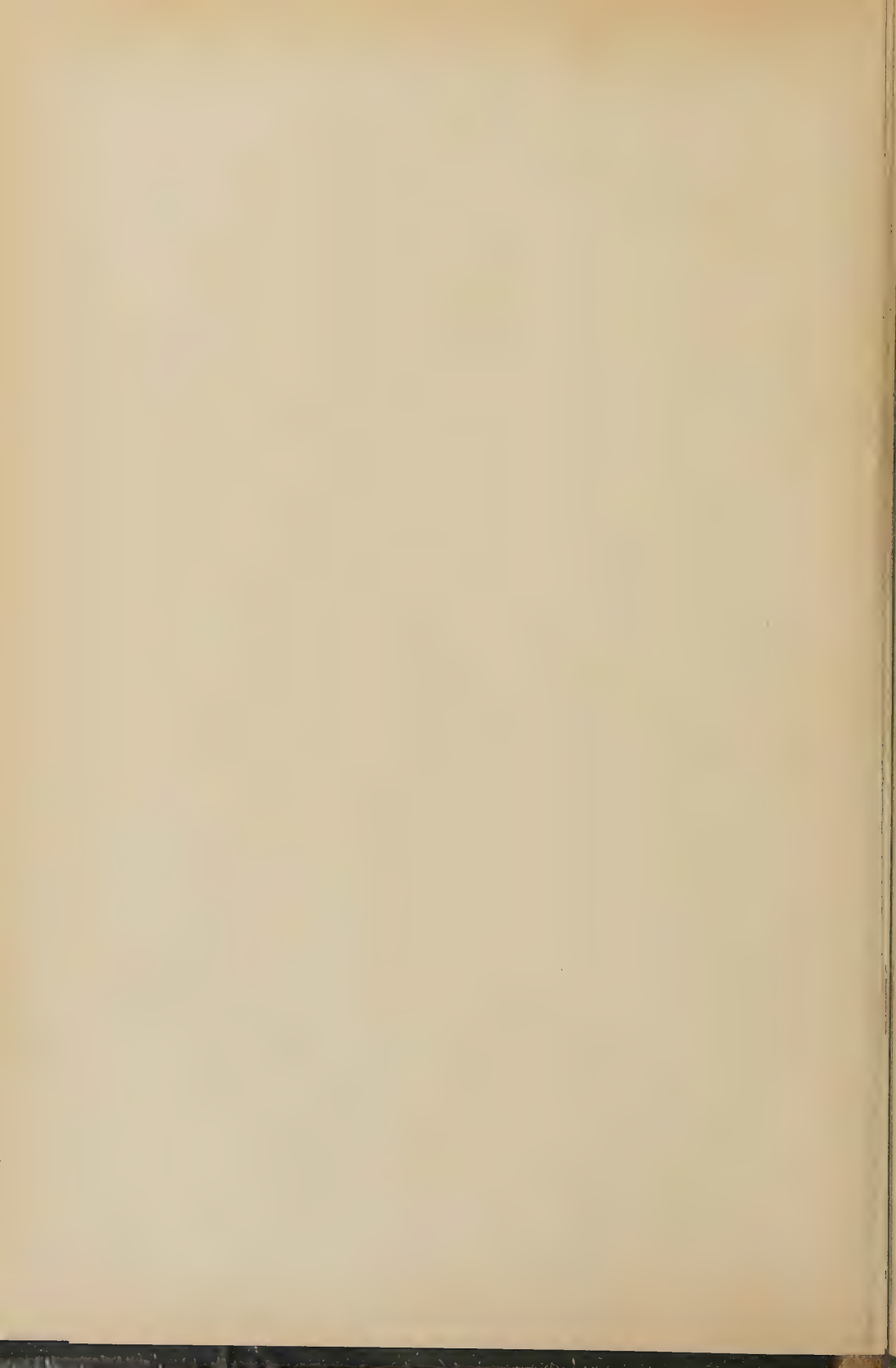
Mundbucht quer getroffen.  
Mundbucht im lateralen  
Anschnitt.

Sagittalschnitt durch die Kopfspitze eines 12-tägigen Embryo  
(10  $\mu$ ) 1 : 150.









# Die Nervenendigungen in der Schnauze des Hundes.

Von

Dr. Eugen Botezat.

Mit Tafel XXV.

(Aus dem zoolog. Institut der Universität Czernowitz.)

Mit der Untersuchung der Tastapparate in der Schnauze des Maulwurfes beschäftigt, konnte ich im Allgemeinen die von HUSS<sup>1</sup> gemachten Befunde bestätigen, worüber ich in einer besonderen Arbeit zu berichten gedenke. Es handelt sich in diesem Organe hauptsächlich um intraepitheliale Nervenfasern, welche mit Terminalknöpfchen intracellulär d. i. innerhalb der Epithelzellen endigen. Dieser Umstand, sowie die Thatsache, dass bereits vor Jahren gewisse Forscher, unter welchen HENSEN<sup>2</sup> und LIPMAN<sup>3</sup>, an anderen Orten die Endigungsweise der intraepithelialen Nerven als intracellulär beschrieben hatten, bestimmten mich die Schnauze des Hundes, welches Objekt mir für diese Untersuchung besonders geeignet schien, mit Hilfe der von mir geübten und an anderen Orten bereits erwähnten Methylenblauinjektionsmethode auf die Endigungsweise ihrer Nerven zu prüfen. Die Untersuchung ergab nun Resultate, welche zwar nicht gerade neu, aber genug interessant sind, um sie der Öffentlichkeit zu übergeben. Letzteres wird noch besonders

<sup>1</sup> HUSS, G., Beiträge zur Kenntnis der EIMER'schen Organe in der Schnauze von Säugern. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LXIII. 1898.

<sup>2</sup> HENSEN, Über die Endigungen der Nerven im Schwanz der Froschlaven. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. IV.

<sup>3</sup> LIPMAN, Über die Endigungen der Nerven im eigentlichen Gewebe und hinteren Epithel der Hornhaut des Frosches. VIRCHOW's Archiv für patholog. Anatomie.

dadurch gestützt, dass die Hundeschnauze in Bezug auf ihre Nervenendigungen, so weit mir die Litteratur über diesen Gegenstand bekannt ist, noch nicht speciell untersucht wurde und dass ferner in diesem Organ gewisse Arten von Nervenendigungen wiedergefunden wurden, welche bisher an analogen Körperstellen anderer Thiere und wohl auch mit Hilfe anderer Methoden festgestellt worden waren.

Ich schreite nun zum eigentlichen Gegenstande und erlaube mir, zunächst die allgemeine Vertheilung der Nerven mit einigen Worten zu skizziren, und zwar zum Zwecke einer allgemeinen Orientirung. Die aus den starken Nervenstämmchen der Lederhaut (*c*) (Fig. 1 *n*), welche, in die Nähe der Epidermis angelangt, gabelförmige Theilungen eingehen, hervorgehenden Nervenfasern streben im Allgemeinen dem Epithel zu und theilen sich auf dem Wege dahin wiederholt in dünnere Ästchen. Letztere sind bald stärker bald schwächer und begeben sich entweder direkt zur Epidermis oder gehen nach einem in der Nähe der Grenze zwischen Cutis und Epidermis längs jener gerichteten Verlauf noch wiederholte Theilungen in feinere Fasern ein, so das schließlich stellenweise ein förmliches Geflecht von Nervenfasern entstehen kann. Die so entstandenen bald dünneren bald dickeren Nervenfasern gelangen entweder direkt oder indirekt zur Epidermis. Im ersteren Falle dringen sie von verschiedenen Seiten her in die Epitheleinsenkungen (Epithelpapillen) (*ep*) ein, indem sie sich vorher entweder in dünnere Ästchen aufgelöst oder sich in einzelne Elemente zerfasert haben, wobei sie ein dichtes Geflecht um die Papillen bilden, im letzteren Falle jedoch begeben sie sich bald in Form dünner Ästchen bald als einzelne Fasern in die Cutispapillen, durch welche sie entweder geradeaus oder in gewundenem Verlaufe streichen. Durch den Scheitel dieser Papillen dringen sie dann in das Epithel ein wobei zu bemerken ist, dass sie sehr häufig innerhalb der genannten Papillen Anastomosen bilden, welche von den Seiten her in das Epithel eindringen. Die in das Epithel eindringenden Fasern — sowohl jene, die sich zu den Epitheleinsenkungen begeben, als auch die in die Cutispapillen eindringenden — verlieren entweder noch in der Cutis oder, wie es häufiger zu sein scheint, erst innerhalb, und zwar zwischen den untersten Zellschichten des Epithels ihr Mark und schreiten also, wobei sie sehr oft noch wiederholte Theilungen in einzelne Fibrillen eingehen, ihrem Ende zu. Es sind somit die Endigungen der sensiblen Nerven in der Hundeschnauze, über welche in dieser Ab-

handlung die Rede sein wird, der Hauptsache nach epithelial. Sie lassen sich in das folgende allgemeine Schema zusammenfassen:

- 1) Baumförmige Endigungen an der Grenze zwischen Cutis und Epidermis.
- 2) Nervenendigungen in Tastmenisken.
- 3) Einfache Endigungen:
  - a) einfache intraepitheliale Endigungen als Fortsetzung von Meniskennerven,
  - b) ebensolche, die aus dem cutanen Nervengeflecht hervorgegangen, ihren Verlauf durch die Epitheleinsenkungen nehmen,
  - c) ebensolche, welche sich jedoch durch die Cutispapillen in die Epidermis begeben.
- 4) Nervenendigungen an den Tasthaaren.

### 1. Endbäumchen an der Basalmembran.

Nervenendigungen dieser Art fand SZYMONOWICZ<sup>1</sup> in der Schnauze (Tastscheibe) des Schweines, welche er als »freie dendritische Nervenendigungen an der Grenze der Epidermis und der Cutis« (Basalmembran) bezeichnet, von welchen er mit Recht annimmt, dass sie den freien Nervenendigungen an der Glashaut der Tasthaare von Säugethieren (Endbäumchen) entsprechen und in denen er die bereits von RANVIER<sup>2</sup> als »terminaisons hédériformes« beschriebenen Nervenendigungen wiederzuerkennen glaubt. Auch ich glaube eine solche Art von Nervenendigungen im Gaumen der Säugethiere beobachtet zu haben, wie ich dem in meiner einschlägigen Arbeit<sup>3</sup> (pag. 440) Ausdruck gab. In meiner Arbeit<sup>4</sup> über die Innervation der Säugethierzunge konnte ich an zwei Stellen dieses Organs eine den in Rede stehenden homologe Art von Nervenendigungen beschreiben: Ein subgemmales Geflecht von varicösen Achsenfasern an der Basis der Schmeckbecher und Endbäumchen an der Basalmembran der Unterseite der Zunge. SZYMONOWICZ beschreibt diese

<sup>1</sup> SZYMONOWICZ, W., Beiträge zur Kenntniss der Nervenendigungen in Hautgebilden. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XLV. 1895.

<sup>2</sup> RANVIER, Traité technique d'histologie. II. Ed. Paris 1889.

<sup>3</sup> BOTEZAT, Die Innervation des harten Gaumens der Säugethiere. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LXIX. 1901.

<sup>4</sup> BOTEZAT, Über das Verhalten der Nerven im Epithel der Säugethierzunge. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LXXI. 1901.



Art von Nervenendigungen als aus varicösen Achsencylindern bestehend, die sich mehrfach theilend irreguläre Dendriten bilden und das Bild eines Endplexus hervorrufen können. Er sagt ferner, dass sich dieselben »namentlich an jenen Stellen stärker entwickelt vorfinden, wo MERKEL's Körperchen entweder ganz fehlten oder nur in unbedeutender Menge vorkamen«. Im Gaumen der Säugethiere, wo die Tastmenisken (identisch mit »MERKEL's Körperchen« von SZYMONOWICZ) ein beschränktes Vorkommen aufweisen, indem sie bloß gewisse Epitheleinsenkungen bevorzugen, konnte ich jene von SZYMONOWICZ aufgestellte Behauptung bestätigen, wenn anders sich überhaupt diese Art von Nervenendigungen im Gaumen thatsächlich vorfindet. Für die Schnauze des Hundes aber möchte ich jene Äußerung nicht gerade wörtlich nehmen, da sich Tastmenisken fast in jeder Epitheleinsenkung vorfinden und eben so treten auch die Endbäumchen, welche sehr häufig förmlich Geflechte zu bilden scheinen (Fig. 2), ich möchte sagen, an jeder Epitheleinsenkung auf. Sehr häufig aber kann man sie nicht deutlich unterscheiden und zwar wenn die Epitheleinsenkungen von Pigment erfüllt sind oder wenn die Epithelpapillen von einem dichten Geflecht der zutretenden markhaltigen Nervenfasern umgeben werden, wie dies Fig. 1 veranschaulichen kann. Da sie dicht an der Epithelgrenze gelegen sind, »so folgen sie«, wie SZYMONOWICZ sagt, »genau den Vertiefungen und Unebenheiten« derselben. Ich möchte dem noch hinzufügen: wenn sie sich auf eine weitere Strecke hin ziehen. Ich sah sie in der Hundeschnauze immer nur von mäßiger Ausdehnung (vgl. Fig. 2) und auch nur selten jenen dichten Plexus bilden, welcher durch diese Figur zur Darstellung gebracht wurde. Ihre Beschaffenheit selbst anlangend muss bemerkt werden, dass sie bald aus einzelnen bald aus zwei bis mehreren markhaltigen Fasern, welche vor der Bildung der Endbäumchen ihr Mark verlieren, hervorgehen und somit aus Achsenfasern bestehen, die bald in geringerer bald in größerer Zahl vorhanden, eine stark varicöse Beschaffenheit und einen recht verworrenen Verlauf nehmen. Die Endästchen dieser Bäumchen scheinen nach meinen Beobachtungen über die erste Reihe der Epithelzellen wohl nicht hinauszutreten, doch kann ich mit Bestimmtheit die Frage nicht entscheiden, ob nicht etwa von ihnen einzelne Fasern weiter in das Epithel eindringen, ähnlich dem Verhalten der Endbäumchen an der Glashaut der Tasthaare. SZYMONOWICZ sagt, dass er bei diesen Nervenenden ein derartiges Verhalten niemals beobachtet habe.

## 2. Nervenendigungen in Tastmenisken.

In Bezug auf die Lage der Tastmenisken in der Hundeschnauze ist neben dem, dass sie immer die tiefsten Stellen der Epitheleinsenkungen einnehmen, ein dreifaches Verhalten zu beobachten: Sie liegen entweder in unregelmäßigen Gruppen, kommen einzeln vor oder bilden eine einfache bald mehr oder minder parallel zur Oberfläche der Haut gelegene bald senkrecht auf dieselbe gerichtete Reihe, wobei sie in allen Fällen mit einander durch feine Achsenfasern in Verbindung stehen. Die Fig. 1 veranschaulicht links eine Tastmeniskenreihe, welche senkrecht, rechts aber eine Reihe, die parallel zur Oberfläche gerichtet ist. Die Tastmenisken gehen, wie dies schon längst bekannt ist, eben so wie die Endbäumchen, aus den markhaltigen Fasern des genannten, die Epithelpapillen umgebenden Geflechtes hervor, dessen Elemente beim Eintreten in das Epithel oder noch eine kürzere oder weitere Strecke vorher ihre Markscheide verlieren und eine varicöse Beschaffenheit annehmen.

Über die Beschaffenheit beziehungsweise Struktur der Tastmenisken und wohl auch der Tastzellen, welche von ihnen umgeben werden, habe ich kürzlich in einer besonderen Abhandlung<sup>1</sup> berichtet, in welcher ich gezeigt habe, dass die MERKEL'schen Tastzellen als echte »Riffzellen« sich von den übrigen Epithelzellen der Reihe durch nichts unterscheiden, dass sie dieselben Größenverhältnisse aufweisen wie jene und dass ihre Specificität einzig und allein durch den Zusammenhang mit Nervenfasern (Tastmenisken) bedingt wird. Des Weiteren habe ich in der genannten Arbeit hervorgehoben, dass die Tastmenisken bei sehr starken Vergrößerungen eine besondere strukturelle Beschaffenheit zeigen, dass sie sich nämlich, namentlich beim vereinzelt Auftreten in bald lockerere bald dichtere Geflechte von sehr dünnen, varicösen Fasern auflösen lassen. Ferner habe ich mit Rücksicht auf die daselbst angeführte Bemerkung DOGIEL's darauf hingewiesen, dass ich in der Schnauze des Hundes Reihen von Tastmenisken habe zur Anschauung bringen können (und der Arbeit auch eine entsprechende Figur beigelegt), welche den von DOGIEL in seiner Arbeit über die GRANDRY'schen Körperchen beigegebenen Figuren sehr ähnlich sind. Daher habe ich auch die Tastmenisken mit dem von DOGIEL entdeckten pericellulären Geflecht der

---

<sup>1</sup> Über die Nervenendigung in Tastmenisken. Zeitschrift für wiss. Zoolog. Bd. LXX. 1901.

GRANDRY'schen Körperchen identificiert und sie als Telodendrien aufgefasst, welche in ähnlicher Weise die Zellen umgeben wie die Ganglienzellen von Telodendrien umfasst werden. Ob von den Elementen der Tastmenisken feinste Fasern in das Protoplasma der Tastzellen eindringen, dies kann ich weder behaupten noch absprechen, hingegen habe ich sowohl in der Hundeschnauze als auch an anderen Orten der Haut sowie nicht minder in der äußeren Wurzelscheide der Tastaare wiederholt die Beobachtung gemacht, dass von einzelnen Tastmenisken je eine sehr dünne Achsenfaser tiefer in das Epithel vordringt, deren weiteres Schicksal im nächsten Kapitel behandelt werden wird.

### 3. Einfache Nervenendigungen.

Für diese Art von Nervenendigungen pflegt in der Litteratur auch die Bezeichnung »freie intraepitheliale Endigungen« angewendet zu werden. Ich wähle jedoch die von MERKEL gebrauchte Bezeichnung »einfache Nervenendigungen«, da es mir scheint, dass durch die andere Bezeichnung zugleich ausgedrückt werden soll, dass diese Nerven zwischen den Epithelzellen »frei« (mit Endknöpfchen) endigen. Auf eine geschichtliche Betrachtung der Ansichten über die Endigungsweise dieser Nerven gehe ich nicht ein, da dies schon von anderen Untersuchern beleuchtet wurde. Es möge bloß genügen zu erwähnen, dass einige Forscher sich über die eine oder die andere Endigungsweise nicht klar aussprechen, wie z. B. RANVIER, andere für die intercelluläre Endigungsweise eintreten, wie z. B. MOJSISOWICZ, RETZIUS, und andere wieder diese Nerven intracellulär endigen lassen, wie z. B. WALDEYER (ISQUIERDO), HUSS.

Auf Grund meiner Untersuchungen über periphere Nervenendigungen bin ich zur Überzeugung gelangt, dass wir dreierlei Arten von einfachen intraepithelialen Nervenendigungen unterscheiden können, ohne aber etwa behaupten zu wollen, dass diese von einander verschieden wären, und ganz besonders nicht in Bezug auf ihre physiologische Funktion. Diese drei Arten wurden bereits oben im Schema aufgezählt.

a) Die zuerst erwähnten einfachen Endigungen sind jene, welche von den Tastmenisken ihren Ursprung nehmen. Solche Nervenfasern wurden schon von SZYMONOWICZ beobachtet und ich habe bereits in meinen früheren Arbeiten Gelegenheit gehabt ihrer zu gedenken. SZYMONOWICZ beobachtete aber, wie er sagt, wiederholt, dass eine

Achsenfaser, von irgend einem Meniscus ausgehend im gewundenen Verlaufe in die höheren Lagen der MALPIGHI'schen Schicht gelangte, dann eine Schlinge bildete und wieder zu einem Meniscus zurückkehrte. SZYMONOWICZ hat seiner Arbeit auch eine Figur beigegeben, in der eine solche Schlinge sichtbar ist, an einer anderen Stelle aber erscheint die Schlinge unterbrochen und ich glaube, dass gerade dieser Fall derjenige ist, welcher dem eigentlichen Verhalten dieser Nerven besser entspricht. Die Schlinge mag meiner Meinung nach dadurch entstanden sein, dass solche zwei sich kreuzende Fasern gerade im Kreuzungspunkte durch den Schnitt unterbrochen wurden. Übrigens kommt es auch sonst bei den intraepithelialen Nerven häufig genug vor, dass sich zwei oder mehrere Fasern nach einem gewissen Verlaufe kreuzen, wie solches ebenfalls SZYMONOWICZ (l. c. pag. 628) beschreibt und auch abbildet (Fig. 2), und dass andererseits einzelne Fasern nach einem gewissen Verlaufe zurückkehren und in einer tieferen Schicht des Epithels ihr Ende finden.

Diese Fasern zeigen einen gewundenen oder richtiger zickzackförmigen Verlauf, sind, wie auch sonst die Achsenfasern, varicos und oft bemerkt man in den Ecken knöpfchenartige Verdickungen. Über die Natur und Bedeutung dieser Verdickungen werde ich aber erst weiter unten bei den sub c) zu beschreibenden eigentlichen intraepithelialen Nerven im Sinne SZYMONOWICZ's Näheres sagen. Ich unterscheide diese Nerven von den übrigen nur wegen ihres Ursprunges aus den Tastmenisken.

b) Aus dem Nervengeflechte, das die Epitheleinsenkungen umgiebt, dringen bald vereinzelt bald in lockere Stämmchen vereinigte Fasern, theils von unten, theils von den Seiten her in die ersten ein und streben im Allgemeinen der Hautoberfläche zu. Auf dem Wege dahin nehmen sie einen zickzackförmigen, unter einander häufig parallelen Verlauf, zweigen unterwegs oft gabelig ab und bilden in den höheren Schichten sehr oft Knoten, aus denen zahlreiche Lateralfasern abzweigen (Fig. 1), wie solches SZYMONOWICZ beschrieben und abgebildet hat. Sehr häufig und deutlich sieht man dies bei jugendlichen Thieren. Oft erscheinen sie nur als Punktreihen. Sie dringen bis ins Stratum granulosum (*sg*), wo sie mit den Zellen dieser Schicht obliteriren, was schon RANVIER beobachtet hat. So kommt es, dass man an der Grenze zwischen Stratum granulosum und corneum zumal bei ausgewachsenen Thieren eine dichte Lage von Körnchen findet, welche sich mit Methylenblau intensiv färben. Auch an den einfachen Endigungen der Zunge



habe ich dies beobachtet, so wie nicht minder an den Fußsohlen verschiedener Säugethiere. Auch diese Nervenfasern zeigen sehr häufig deutliche Köpfchen an den Ecken der Windungen.

c) Schließlich gehe ich zu jenen Nerven über, welche markhaltigen Cutisästchen entstammen, aber ihren Verlauf zur Epidermis durch die Cutispapillen nehmen. Sie ziehen durch die letzteren theils einzeln theils in dünnen, lockeren Stämmchen, wobei sie auch oft Theilungen eingehen. Manchmal sieht man sie einen mehr oder minder axialen, manchmal wieder einen mehr peripherischen Verlauf nehmen, wobei sie auch oft Lateralfasern abgeben und, alsbald ihr Mark verlierend, in das Epithel eintreten, indem sie auch schon, ich möchte sagen, den charakteristischen zickzackförmigen Verlauf nehmen. Sowohl diese als auch die Hauptfasern, welche in der Regel ziemlich polar in das Epithel eintreten, zeigen hier denselben Verlauf, den ich schon bei den sub b) angeführten Fasern skizzirt habe. Auf eine detaillirte Beschreibung dieses Verlaufes einzugehen ist überflüssig, da dieses schon sehr oft von den zahlreichen Untersuchern, die sich mit unserem Gegenstande beschäftigten, beschrieben worden ist.

Dass alle diese einfachen intraepithelialen Nervenendigungen häufig unter einander parallel verlaufen, dass sie dabei zickzackförmige Windungen mit oft recht scharfen Ecken machen, in denen (wenigstens in der Schnauze des Hundes) sehr deutlich und regelmäßig auftretende Knöpfchen zu beobachten sind, davon kann uns zur Genüge ein Blick auf die Fig. 3 belehren. Diese stellt einen Schnitt durch die mit Methylenblau injicirte Schnauze eines jungen Hundes, welcher auf dem Objektträger noch nachträglich mit einer schwachen Lösung behandelt und nach dem Entwässern im Xylol in mehrere feinere Schnitte zerlegt wurde, dar. Übrigens sind auch die übrigen Figuren solchen Schnitten entnommen.

Indem wir in der Hundeschnauze aufs deutlichste das sehr häufig und regelmäßig auftretende Vorkommen der bereits erwähnten Köpfchen (Fig. 3, 4, *nk*) beobachten, drängt sich uns die Frage auf, was es mit diesen für eine Bewandtnis haben mag?

Betrachtet man möglichst dünne Schnitte mit gut imprägnirten Nerven und gut fixirtem Epithelgewebe bei möglichst starker Vergrößerung und entsprechender Beleuchtung mit einem Immersions-system, dann wird man bei Auffindung einer entsprechenden Stelle davon überzeugt, was HUSS (l. c.) in seiner Arbeit über die EIMER'schen Organe ausgesprochen hat: »In dem Epithelgewebe zwischen zwei EIMER'schen Organen verlaufen in unregelmäßiger Anzahl

marklose Achsencylinder, von denen auch seitlich Fädchen abzweigen, und deren Endknöpfchen ebenfalls intracelluläre Lage aufweisen.« Wie wir sehen, handelt es sich hier um die nämlichen intraepithelialen Nerven, wie in unserem Falle. Übrigens wurde eine solche intracelluläre Endigung der intraepithelialen Fasern auch schon von anderen Forschern festgestellt, welche in der Arbeit von Huss citirt werden, auf die ich hier nur hinweise. Während aber diese Befunde mit Hilfe der Chlorgoldmethode gemacht wurden, kann ich dieselben nun auch mit der Methylenblaumethode bestätigen, zumal noch an einem nicht besonders untersuchten Objekt, der Hundeschnauze. Nach Huss zweigt von den Ecken der zickzackverlaufenden Fasern je ein dünnes, kurzes Ästchen ab, welches in das Protoplasma der nächsten Zelle eindringt, wo es mit einer köpfchenförmigen Anschwellung endigt. Ich habe dieses Verhalten mit dem Immersionssystem bei möglichst starker Vergrößerung beobachtet und bemerkt, dass solche, wenn auch sehr kurze Ästchen von den Ecken der Fasern abzweigen und sich in das Protoplasma der nächstgelegenen Zellen begeben, wo sie bis zum Kern vordringen. Diese Fäserchen sind oft nicht zu erkennen, da sich das Köpfchen unmittelbar an der Ecke ansetzt. Bei genauer Betrachtung mit dem Immersionssystem erscheint das Köpfchen eben so beschaffen (körnig) wie auch die Varicositäten der Nervenfasern. Letztere werden aber als Interfibrillärsubstanz erklärt; und es ergibt sich daher, dass auch diese Köpfchen aus Interfibrillärsubstanz bestehen, welche die genannte Terminalfaser überdeckt, so dass letztere oft nicht erkannt werden kann (Fig. 3, 4). Besonders bemerkenswerth ist noch, dass ich von einem solchen intracellulären Köpfchen auch zwei äußerst dünne Fädchen divergiren und sich an den Zellkern anlehnen sah (Fig. 4 links).

Aus dem Gesagten geht somit hervor, dass die einfachen (freien) intraepithelialen Nervenendigungen alle eine und dieselbe Endigungsweise: durch intracelluläre Lateralknöpfchen, zeigen und dass somit in dieser Beziehung zwischen denselben kein Unterschied besteht.

Der allgemeine Schluss wäre demnach der, dass nicht nur beim Hunde, sondern wohl bei allen Säugethieren die nackten Hautstellen von äußerst zahlreichen einfachen intraepithelialen Nerven durchsetzt werden, welche in allen Höhen des Rete Malpighii die beschriebenen Lateralknöpfchen bilden, die, in das Innere der Epithelzellen eindringend, diese gewissermaßen zu einer Art Sinneszellen

gestalten. Aus der großen Anzahl der Nerven, sowie insbesondere jener der Ecken beziehungsweise der Lateralknöpfchen, wird man kaum fehl gehen, wenn man annimmt, dass, wenn auch nicht vielleicht alle, so doch gewiss eine sehr bedeutende Anzahl der Epidermiszellen durch jene Terminalknöpfchen innervirt werden und demzufolge als eine Art Sinneszellen erscheinen.

Diese Nerven finden sich aber nicht nur an der äußeren Körperhaut vor, sondern sie sind auch hauptsächlich in den innerlichen Schleimhäuten vertreten, so in der Zunge der Säugethiere, wo sie in etwas verschiedener Anordnung die diversen Papillen, so wie das Epithel der Unterseite dieses Organs durchsetzen. Im letzteren Falle sind sie nicht so zahlreich vertreten und zeigen auch einen mehr longitudinal als transversal gerichteten Verlauf; es mag dies wohl desswegen der Fall sein, weil dieser Theil des Organs weniger exponirt ist. Dessgleichen durchsetzen einfache Nerven die allgemeine Mundschleimhaut, so wie jene der Ober- und Unterlippe. Auch im Gaumen sind sie zu finden, wo sie, wie ich in der Gaumenarbeit gezeigt habe, den Haupttheil der Nervenendigungen bilden. An den behaarten Hautstellen aber erscheinen diese Nerven weniger zahlreich und verhalten sich ähnlich jenen der Zungenunterseite. Die Innervation erscheint hier mehr an den Wurzeln der Haare lokalisiert, welche Organe, wie bekannt, sehr gute Gefühlsapparate sind. Auch die in der Litteratur viel besprochenen Nerven in der Cornea gehören hierher, so wie nicht minder jene, die sich in der Haut des Menschen vorfinden — es mag genügen, hier auf die einschlägigen schönen Untersuchungen von DOGIEL hinzuweisen, welcher Forscher sich jedoch für die intraepitheliale Endigung dieser Nerven ausspricht.

Dass diese einfachen intraepithelialen Nervenendigungen nicht nur der Perception des Allgemeingefühls dienen, sondern auch dem Tastgefühl, wenn auch nur im beschränkten Maße, dafür scheint schon der Umstand zu sprechen, dass sie, wohl in etwas modificirter Form, in den EIMER'schen Tastkegeln des Maulwurfes der Hauptsache nach vertreten sind.

#### 4. Die Nervenendigungen an den Tastaaren.

Diese Nervenendigungen berücksichtige ich hier nicht weiter, da ich über dieselben noch eine besondere Arbeit zu veröffentlichen gedenke. Es mag genügen, hier ihrer bloß Erwähnung zu thun.

Zum Schlusse mag es mir gestattet sein, dem Vorstande des Institutes, in welchem diese Untersuchungen durchgeführt wurden, Herrn Prof. Dr. CARL ZELINKA, der, wie sonst, so auch diesen meinen Untersuchungen das regste Interesse entgegenbrachte, für die gütige Unterstützung bei der Arbeit meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Czernowitz, Oktober 1901.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXV.

Alle Figuren sind mit Hilfe der Camera lucida nach Methylenblaupräparaten bei Anwendung eines Mikroskops von WINKEL und einer Tubuslänge von 180 mm entworfen worden. Die Nerven (blau) sind in derselben Farbe dargestellt, in der sie im Präparate erscheinen.

Es bedeutet durchweg:

|  |   |
|--|---|
| <i>c</i> Cutis,                                    | <i>nb</i> subepitheliales Endbäumchen (Nervenendigung an der Basalmembran), |
| <i>cp</i> Cutispapillen,                           | <i>nk</i> Nervenendknöpfchen,   |
| <i>e</i> Epidermis (Stratum Malpighii),            | <i>sc</i> Stratum corneum der Epidermis,                                    |
| <i>ep</i> Epidermispapillen (Epitheleinsenkungen), | <i>sg</i> Stratum granulosum der Epidermis,                                 |
| <i>ien</i> intraepitheliale Nervenfasern,          | <i>tm</i> Tastmenisken.   |
| <i>n</i> Nervenstrang,                             |   |

Fig. 1. Querschnitt durch die Schnauze eines jungen Hundes. Übersichtsbild der Nervenvertheilung. Vergr. Obj. 8,5 mm Oc. 3, Fluor.-Syst.

Fig. 2. Theil einer Epidermispapille der Hundeschnauze im Querschnitte. Man sieht das aus einer Nervenfaser (links) hervorgehende Endbäumchen (*nb*), welches an der Grenze zwischen Cutis und Epidermis gelegen ist. Vergr. Obj. 3 mm, Oc. 3, Fluor.-Syst.

Fig. 3. Wie Fig. 1. Man sieht zwei zickzackförmig verlaufende, marklose intraepitheliale Nervenfasern der Hautoberfläche zustreben. In den Ecken der Fasern sieht man das regelmäßige Auftreten der Endknöpfchen, welche in das Innere der geriffelten Epithelzellen eindringen. Vergr. Apochrom. 2 mm, Oc. 1.

Fig. 4. Wie Fig. 3, jedoch bei stärkerer Vergrößerung, um das Eindringen der Endknöpfchen in die Epidermiszellen zu veranschaulichen. Links unten sieht man das Endknöpfchen innerhalb der Zelle sich in zwei äußerst dünne Fäserchen auflösen, welche sich an den Kern anlegen und selbst etwas verdickt endigen. Vergr. Apochrom. Obj. 2 mm, Oc. 6.



# Die äusseren Formverhältnisse der Leber bei den Primaten.

Eine vergleichend-anatomische Untersuchung.

Von

**Georg Ruge,**

Direktor der anatomischen Anstalt in Zürich.

---

Mit 25 Figuren im Text.

## I. Die Lappenbildung an der Leber der Säugethiere. — Die Beziehungen der Blutgefäße zur Leberlappung. — Ursachen der Leberlappung.

Die äusseren Formverhältnisse der Säugethierleber sind älteren Autoren bereits bekannt geworden. MECKEL und CUVIER haben eine große Anzahl von Objekten beschrieben. Die Bestrebungen, das bekannt Gewordene wissenschaftlich zu verwerthen und zu beurtheilen, sind ebenfalls erfolgreich gewesen. Die diesbezüglichen Bemühungen von DUVERNOY<sup>1</sup>, ROLLESTON<sup>2</sup> und OWEN<sup>3</sup> waren die Vorarbeiten für Untersuchungen, welche als eine Art abschließender Durcharbeitung des jetzt vorliegenden Materials gelten. FLOWER<sup>4</sup> indessen hat den Schlüssel gefunden für die Beurtheilung der Gleichwerthigkeit der verschiedenen Abschnitte der Leber der Säugethiere. Es ist ihm gelungen, den Typus der Säugethierleber genauer zu ermitteln. Er ward dadurch in den Stand gesetzt, die

<sup>1</sup> DUVERNOY, De la forme du foie des mammifères. Annales des sciences naturelles. Paris 1835. IV. pag. 257.

<sup>2</sup> ROLLESTON, On the homologies of the lobes of the liver in Mammalia. British Association Report. 1861.

<sup>3</sup> OWEN, R., On the anatomy of vertebrates. London 1868. Vol. III. pag. 478.

<sup>4</sup> FLOWER, Lectures on the comparative anatomy of the organs of digestion of the Mammalia. The Medical Times and Gazette. 1872.

als gleichwerthig erkannten, überall wiederkehrenden Lappen und Abschnitte der Leber mit bestimmten Namen zu belegen und auf diese Weise eine brauchbarere Terminologie zu schaffen. Letztere ist durch die Forscher, welche neuerdings die Untersuchungen über die Säugethierleber fortgesetzt haben, übernommen worden. P. RATHKE<sup>1</sup> lehnt sich an FLOWER an. W. LECHE<sup>2</sup> wählte FLOWER's Resultate als Unterlage seiner Darstellungen in BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. FLOWER's Untersuchungen bedeuten in der That einen großen Fortschritt in der Erkenntnis der Morphologie der Säugethierleber; einen glücklichen Abschluss bilden sie aber nicht. Sie bringen keinen Aufschluss über die morphologische Bedeutung des Lobus Spigelii und den Lobus caudatus; sie lassen außerdem mancherlei heterogene Bildungen an der Leber der Säugethiere nicht deutlich genug hervortreten.

Es ist festgestellt, dass die Säugethierleber ein typisch gelapptes Organ ist, und es ist desshalb unrichtig und durch nichts zu beweisen, dass ein ungelapptes Organ als Urform für die Säugethiere angenommen werden müsse. DUVERNOY's diesbezügliche Angabe (1835) wurde bereits durch die Thatsache erschüttert, dass die Leber der Marsupialier, wie OWEN zeigte (1868), regelmäßig eine Gliederung in mehrere Lappen aufwies. Der Hinweis ferner auf die stets ausgesprochene, typische Gliederung der Monotremen-Leber in die gleichen Lappen, welche die Leber höherer Mammalier besitzt, muss genügen, um die Annahme einer ungelappten Urform als unbewiesen und hinfällig erscheinen zu lassen. Die Lappung der Leber von Ornithorhynchus ist bereits seit MECKEL<sup>3</sup> (1826) bekannt.

OWEN fand bestimmte Anhaltspunkte für die Eintheilung der Lappen der Leber (1868). Er nahm die Gallenblase als eine sichere Grenzmarke für die Bestimmung eines »Gallenblasen-Lappens« an (Lobe cystic), welcher durch das Lig. teres linkerseits begrenzt sei. Nun ist aber die Gallenblase kein ganz zuverlässiges Organ für Grenzbestimmungen, während das Ligam. teres in der That eine Konstante bei der Lappenabgrenzung darstellt. OWEN's Aufstellung eines Lobe cystic wurde von H. REX (1888) als zutreffend befunden. Derselbe

<sup>1</sup> RATHKE, P., Über normale Furchen an der menschlichen Leber. Inaugural-Dissertation. Berlin 1896.

<sup>2</sup> LECHE, W., Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. VI. V. Abth. Säugethiere. 54.—56. Lieferung. Leipzig 1899.

<sup>3</sup> MECKEL, J. FR., Ornithorhynchi paradoxi descriptio anatomica. Lipsiae MDCCCXXVI.

konnte jedoch von OWEN's Eintheilung der Leberlappen keinen rechten Gebrauch machen. ROLLESTON hatte 1861 in glücklicher Weise das Ligam. suspensorium hepatis, also ebenfalls einen Theil des ventralen Mesogastrium, als einen Markstein bei der Orientirung des oft vielfach in Unterabtheilungen zerlegten Organs bezeichnet. FLOWER übernahm, was er vorfand. Nach ihm ist die Leber durch das Ligam. teres und das Lig. suspensorium hepatis in zwei Abschnitte getheilt, in das rechte und in das linke Lebersegment. Das Ligam. teres trennt die beiden Segmente dadurch, dass es in einer Fissura venae umbilicalis lagert, besonders scharf von einander ab. Eine in ventro-dorsaler Richtung durch jedes Lebersegment vordringende Spalte wird die Fissura lateralis (dextra-sinistra) geheißen. Da diese lateralen Spalten von der »Fissura umbilicalis« sich in jeder Beziehung unterscheiden, so wäre, um den Unterschied auch schärfer hervortreten zu lassen, für die Bezeichnung Fissura umbilicalis diejenige einer Fossa oder eines Sulcus venae umbilicalis wohl zweckmäßiger gewesen. FLOWER führt die durch die Umbilicalvenen-Furche und durch die beiden Seitenspalten von einander getrennten vier Leberabschnitte auf: 1) als einen rechten und einen linken Seitenlappen und 2) als einen rechten und einen linken Centrallappen. Die Bezeichnungen: Lobus lateralis dexter et sinister, Lobus centralis dexter et sinister sind durchaus zweckmäßig. Zutreffender wäre es, nur von einem Lobus centralis zu reden, welchen man sich in einen linken und in einen rechten Abschnitt zerlegt zu denken hätte. Diese Abschnitte sind nämlich den beiden Seitenlappen keineswegs gleichwerthig; denn sie sind niemals von einander völlig abgegliederte, gelappte Theile der Leber gewesen, was für die Seitenlappen jedoch in vollem Maße zutrifft. FLOWER denkt sich den rechten Seitenlappen mit der unteren Hohlvene in einer engeren und stetigen Beziehung und führt uns den Lobus Spigelii als eine linke Verlängerung des Lob. lat. dext. vor, welcher zwischen die Pforte der Leber und die Cava inferior sich zungenförmig einschiebe. Ein Lobus caudatus soll durch Spaltung der Hauptmasse des Lobus lateralis dexter zu Stande kommen. Ich halte diese Angaben über das Wesen des Lobus Spigelii und des Lobus caudatus für unzutreffend. Die Verbindung beider Lappen durch eine Brücke kann vorliegen, ist aber nichts Wesentliches. Wesentlich bleibt, dass beide »Lappen« nur die Abschnitte eines Lappen sind, zu welchem auch die Brücke, der Isthmus, gehört. Wichtig ist FLOWER's Hinweis auf die regelmäßige Verbindung des

Lobus caudatus mit der Vena cava inferior sowie auf dessen Anlagerung an die rechte Niere und Nebenniere. Der an die Hohlvene angeschlossene Abschnitt ist von F. HOCHSTETTER späterhin der Hohlvenen-Fortsatz der Leber geheißen worden. Wir entnehmen aus FLOWER's Arbeit, dass die Leber an ihrer Unterfläche durchgehends drei Furchen, resp. Einschnitte trägt, welche vier mehr oder weniger von einander abgetrennte Lappen unterscheiden lassen.

Vielerlei Einzelbeobachtungen über die Gestalt und Lappung der Leber der Vertreter verschiedener Säugethier-Abtheilungen liegen uns außerdem vor. Sie reichen zeitlich z. Th. weit zurück. Wir verdanken einigen Forschern sehr gewissenhafte Mittheilungen, welche auch für uns nutzbar werden. In jüngerer Zeit sind einige vortreffliche Beiträge auch zum Baue der Leber der Primaten geliefert worden. Sie sind an Ort und Stelle eingeflochten.

Auf Einrichtungen von weittragenderer Bedeutung ist durch H. KLAATSCH und C. GEGENBAUR hingewiesen worden.

Hier sei zunächst auf eine Bemerkung C. GEGENBAUR's aufmerksam gemacht, welche zum ersten Male in der 4. Auflage des Lehrbuches der Anatomie des Menschen 1890 Aufnahme gefunden hat. Bemerkenswerth sei eine auf der Unterfläche des rechten Lappens nicht ganz selten vorkommende, verschieden tiefe Furchen, welche schräg gegen die Pforte auszulaufen pflege. Sie drücke eine bei Säugethieren verbreitete Theilung dieses Lappens aus (l. c. II. Bd. pag. 74). GEGENBAUR sprach damit aus, dass in Variationen am menschlichen Organe thierische Einrichtungen sich wiederholten, dass also die ungelappte Leber des Menschen von einer gelappten Form sich ableiten müsste. Seither ist Ähnliches öfters geäußert und sogar genauer erörtert worden. P. RATHKE bezieht die Variationen des menschlichen Organs eingehender auf thierische Zustände (Berlin, 1896). Die Untersuchungen von DENIKER, CHUDZINSKY u. A. über die Leber von Anthropomorphen gehören ebenfalls in dieses Gebiet.

Durch H. KLAATSCH's Darlegungen der Mesenterialbildungen am Darmkanale der Wirbelthiere ist die Aufmerksamkeit auch auf einige durchaus indifferente Verhältnisse der Gestaltung und Ausdehnung der Leber niederer Wirbelthiere hingelenkt worden. Diese Einrichtungen sind aber auch maßgebend für die Säugethiere; sie bilden die Richtschnur beim Bestimmen dessen, was bei den Primaten Ursprüngliches sich erhalten hat, sind maßgebend bei der Beurtheilung der Umwandlungen des Einfachen zu höher Gestaltetem. Ich



denke hier vor Allem an die durch C. GEGENBAUR verwertheten Thatsachen (Lehrbuch der Anatomie des Menschen, 7. Auflage 1899), welche uns die Leber Anfangs als ein langgestrecktes und bis zum Enddarm sich ausdehnendes Organ zeigen. Der distale Abschnitt dieser Leber trat mit der Vena cava inferior in engste Beziehung. Letztere prägt sich in der selbständigen Mesenterialbildung aus, welche von der Dorsalwand zur Leber und von dieser zur Cava inferior gelangt. Sie stellt ein Mesenterium-cavo-hepaticum dar, ist von HOCHSTETTER als dorsales Leber-Hohlvenen-Gekröse aufgeführt. Der den Mitteldarm rechts begleitende Leberlappen bleibt in der Ausbildung allmählich zurück; er erhält sich als ein schlanker Lappen, welcher dem proximalen Lebertheile angeheftet bleibt. Dieser entfaltet sich bedeutsam zum voluminösen Organe. Der Mitteldarmklappen bewahrt auch bei den Säugethieren die Beziehungen zur V. cava inferior, welche nur bei ganz wenigen Formen verloren gehen. Der Lappen ist ein Lobus descendens bezüglich seiner Ausdehnung, ein Lobus dorsalis durch seine Lage, ein Lobus venae cavae durch die Verknüpfung mit der Hohlvene. Er wird beim Menschen wieder aufgefunden und Lobus caudatus Spigelii genannt. Noch nach der Verlöthung des Duodenum mit der Dorsalwand der Bauchhöhle bleibt die Serosa vom Lobus venae cavae bis zur Hohlvene und zum Duodenum verfolgbar. Als Lig. hepato-cavoduodenale erhält sich am Bauchfelle lange Zeit der distale Theil eines Ligam. hepato-entericum.

Der gut abgrenzbare, bei den Primaten wieder auftretende Lobus descendens wird in diesem Aufsätze auch als Hohlvenenlappen (Lobus venae cavae) oder als Hohlvenen-Fortsatz der Leber (HOCHSTETTER) aufgeführt werden. Die Lagebeziehungen zur Vena cava inferior sind hervorstechende Eigenthümlichkeiten und, wie wir gesehen haben, ganz primitiver Art; sie müssen desshalb auch in Betracht gezogen werden, wenn die Veränderungen am Hohlvenenlappen innerhalb der Primatenreihe dargestellt werden sollen.

Der Hohlvenenlappen spielt bei den Halbaffen als selbständigeres Gebilde oft noch eine große Rolle. Dieselbe erlischt allmählich bei den Simiern.

H. REX<sup>1</sup> hat die Lappung der Leber als eine nur untergeordnete Erscheinung hingestellt (1888), da dieselbe durch die Art der

---

<sup>1</sup> HUGO REX, Zur Morphologie der Säugerleber. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XIV.

Verästelung der Pfortader bedingt werde. Ein zwingender Beweis hierfür ist meines Erachtens nicht erbracht worden. Es bleibt vor der Hand nur die Behauptung bestehen. REX hat bei den Untersuchungen über die Pfortaderverästelung sich indessen auch mit der Leberlappung abgeben müssen. Er hat ebenfalls auf die regelmäßige Wiederkehr derselben Lappen bei dem Organe der Säugethiere hingewiesen. Die Lappung der Leber soll bei Raubthieren in der Weise regelrecht durchgeführt sein, dass alle Abschnitte, welche überhaupt gelappt sein können, hier auch einer Lappung thatsächlich unterworfen sind (l. c. pag. 523). REX unterscheidet:

- 1) einen mittleren Lappen, welcher die Gallenblase trägt,
- 2) einen linken oberen Lappen, links von der Hauptlängsfurche gelegen,
- 3) einen linken unteren Lappen,
- 4) einen rechten oberen Lappen,
- 5) einen rechten unteren Lappen,
- 6) einen Lobus omentalis.

Zu beiden Seiten des Mittellappens befinden sich also nach REX jederseits zwei über einander gelagerte Lappen. Das scheint für eine bestimmte Art der Symmetrie der gelappten Leber zu sprechen. In Wahrheit besteht auch eine Symmetrie, aber in einer anderen Weise. Der sub 5 aufgeführte rechte Unterlappen besteht nämlich als solcher sehr häufig gar nicht; denn er ist nur ein zuweilen weiter nach rechts verschobener und ein gleichzeitig vergrößerter Abschnitt des Lobus omentalis. Ihm ist in diesem Falle die rechte Niere angelagert. Ferner muss hervorgehoben werden, dass der sub 1 aufgeführte Mittellappen, in so fern er rechts von der obliterirten Nabelvene sich befindet, gleichwerthig ist dem links von der Vena umbilicalis befindlichen Leberabschnitte. Dieser nimmt ja auch die Mitte des Organs ein. Die Lage der Gallenblase kann die Werthigkeit der Lappen als abgegliederte Stücke vom Ganzen wohl kaum bestimmen. FLOWER spricht desshalb von einem rechten und linken Centrallappen, welchen er jederseits einen Seitenlappen sich anfügen lässt. Eine Symmetrie ist hiernach ebenfalls hergestellt. Dieselbe entspricht der Wirklichkeit, obschon sie durch die rechtsseitige stärkere Ausbildung des Lobus omentalis (sive Spigelii) gestört werden kann. Es ist nach meiner Ansicht nicht gut zu heißen, den von FLOWER gewiesenen Pfad aus den Augen zu lassen. REX vertraute wohl zu sehr auf die inneren Gefäßverzweigungen der Leber, als er ihnen die leitende Rolle bei der Entwicklung der äußeren

Lappung zuschrieb. Die Art der Gefäßverzweigung im Inneren von Organen kommt allenthalben durch diese zu Stande und nicht umgekehrt. Ausbildung und Rückbildung von Abschnitten der Organe ziehen Entfaltung oder Verkümmern deren Gefäße nach sich. Es bestehen demnach Wechselbeziehungen, deren Ursachen leicht an falscher Stelle gesucht werden können. Der linke Abschnitt des Stammlappens zeigt sehr gewichtige Punkte der Zusammengehörigkeit mit dessen rechtem Abschnitt; er wird indessen durch REX in eine gewisse Gleichartigkeit mit dem rechten Seitenlappen gesetzt, was sich aus der Art der Gefäßvertheilung nur gezwungenermaßen befürworten lässt.

Der Lobus omentalis entspricht dem Lobus caudatus Spigelii der menschlichen Leber; er hat seinen Namen wegen der Lagerung im Raume des Netzbeutels erhalten. Ventral empfängt er stets durch die Pforte und links durch die Fossa ductus venosi seine scharfe Grenzen. Auf den letzteren Punkt weist REX hin (l. c. pag. 524). Die beiden Grenzmarken fallen mit den Stellen zusammen, an welchen das ventrale Mesogastrium (Lig. hepato-gastro-duodenale) an der Leber angeheftet ist.

Die Leber der Primaten besitzt vier größere selbständige Lappen, und zwar:

1) den Stammlappen = Lobus centralis, welcher durch die Hauptlängsfurche (Fossa sagittalis sinistra) und das Ligam. suspensorium hepatis in einen rechten und in einen linken Abschnitt zerlegt wird. Er füllt die Kuppel des Zwerchfells aus;

2) den Hohlvenenlappen = Lobus venae cavae = Hohlvenenfortsatz der Leber (HOCHSTETTER) = Lobus descendens (KLAATSCH) = Lobus omentalis (REX) = Lobus caudatus Spigelii. Er schließt sich dorsalwärts dem ersteren an, aber bleibt an der Unterfläche durch die Leberpforte von ihm abgesetzt; er ist oft in einen linken Lobus papillaris und einen rechten Lobus caudatus geschieden.

3) den rechten Seitenlappen = Lobus lateralis dexter, welcher seine Abgliederung vom Stammlappen durch eine Incisura interlobaris lateralis dextra empfängt. Er hängt mit dem Stammlappen dorsal und rechts von der V. cava inferior innigst zusammen;

4) den linken Seitenlappen = Lobus lateralis sinister. Die linke seitliche Zwischenlappenspalte, Incisura interlobaris lateralis sinistra, trennt ihn ab vom Stammlappen. Mit diesem steht er dorsal und links von der unteren Hohlvene in Verbindung.

Die von REX unterschiedenen sechs Leberlappen lassen sich, wie das folgende Schema zeigt, unschwer auf die vier genannten Abschnitte beziehen:

- |                           |   |                         |
|---------------------------|---|-------------------------|
| 1) Mittlerer Lappen       | } | = Stammlappen,          |
| 2) Linker oberer Lappen   |   |                         |
| 3) Linker unterer Lappen  |   | = Linker Seitenlappen,  |
| 4) Rechter oberer Lappen  |   | = Rechter Seitenlappen, |
| 5) Rechter unterer Lappen | } | = Lobus venae cavae.    |
| 6) Lobus omentalis        |   |                         |

Alle vier Lappen sind mit einander in der Umgebung der Cava inferior verschmolzen. Entfernt von ihr erhalten sie erst ihre gegenseitige Selbständigkeit. Der Zusammenhang in der Nähe der Cava inferior bleibt durch die in letztere sich einsenkenden Venae hepaticae naturgemäß erhalten. Diese wichtige Thatsache ist den verschiedenen Forschern nicht entgangen. REX schenkte dem Dorsalgebiet der Leber besondere Aufmerksamkeit. Er bezeichnete dasselbe als die Lagerstätte der Hohlvene und der Vv. hepaticae (l. c. pag. 524).

Durch den Pfortaderstamm, sowie durch die zur Leberpforte ziehenden Gallengänge wird an den Grenzen der Fossa transversa hepatis die Erhaltung des Zusammenhanges aller Lappen in gleicher Weise zur Nothwendigkeit.

Um den Stammlappen gruppieren sich also die drei anderen Lappen; sie sind mit ihm in der Nähe der Hohlvene und der Pfortader verschmolzen. Von diesen Stellen gehen auch die mehr oder weniger hochgradigen Verschmelzungen aus.

Vollständige Selbständigkeit der vier Lappen einerseits und völlige bis zur Unkenntlichkeit der Lappen führende Verschmelzung andererseits werden bei den Primaten angetroffen, jedoch in der Weise, dass größte Selbständigkeit im Großen und Ganzen den niederen Primatenformen, der Verschmelzungszustand den höheren Vertretern, den Anthropomorphen und dem Menschen, zukommen.

Die Stufenleiter in der Entwicklung der Primaten lässt sich ungefähr aus dem gegenseitigen Verhalten der Lappen der Leber ablesen.

Die Leber bewahrte bei den Halbaffen die ursprünglichsten Eigenschaften. Wir treffen bei ihnen sehr primitiv beschaffene Organe an. Andererseits liegen Abänderungen auch höheren Grades bei ihnen vor, so dass an die Verhältnisse von Platyrrhinen erinnert wird. Dieser Umstand weist fraglos wiederum auf die verschiedene



Rangstellung hin, welche die Halbaffen im System einnehmen. Die Leber der Affen der neuen Welt ist höher organisirt als die der Halbaffen; aber auch in dieser Gruppe schließt an Niederes das Höhere an, und dieses leitet zu Einrichtungen hin, welche bei den Affen der alten Welt als fest eingebürgerte gelten dürfen. Unter diesen stehen die Anthropomorphen naturgemäß am höchsten. Ein jedes Genus dieser trägt aber eine Leber mit bestimmten Merkmalen, welche meistens leicht als charakteristische für das Genus sich angeben lassen. Zuweilen gehen die Formen unmerklich in einander über. Auffallend hoch organisirt ist die Leber des Genus *Hylobates*; während das Organ von *Anthropopithecus Gorilla* viele Anzeichen von Ursprünglichkeit trägt.

Auch die menschliche Leber hat ihr Gepräge; sie ist sehr oft von thierischen Organen ohne Weiteres zu unterscheiden. Handelt es sich um die Leber eines Erwachsenen, so sind deren Größe und Form sprechende Unterscheidungsmerkmale. Liegen Organe aus verschiedenem Lebensalter vom Menschen, Schimpanse, *Hylobates* und Orang vor, wobei dann die Größe nicht ausschlaggebend sein kann, so wird die Bestimmung nach der Lappung zuweilen schwierig, welchem Organismus eine vorliegende Leber angehört habe.

Die menschliche Leber weist sehr zahlreiche individuelle Schwankungen auf, welche einerseits durch Wiederholungen pithecoider Zustände hohes Interesse erwecken, andererseits auch ein übernormales Entwicklungsstadium erreichen können, welches beim Orang bereits ein normales geworden zu sein scheint. Die Leber von *Simia satyrus* hat in der Primatenreihe wohl die größten Umwandlungen erlitten.

Die Thatsache, dass die menschliche Leber zu zahlreichen Formschwankungen hinneigt, ruft die Frage hervor, ob nicht auch die Leber der Säugethiere und speciell diejenige der Primaten ähnlichen individuellen Abweichungen unterliege. P. RATHKE hat die Überzeugung gewonnen, dass die Frage zu bejahen sei (1896. pag. 6). Diese Untersuchungen lassen hierüber keinen Zweifel bestehen; die Schwankungen sind zuweilen sehr hochgradiger Art.

Die Formgestaltungen der Leber vervollkommen sich stufenweise innerhalb der Primaten. Die einzelnen Entwicklungsstadien greifen in einander über, und die phylogenetische Umwandlung darf als eine einheitliche gelten. Sie vollzieht sich also auch an einem Organ des vegetativen Verdauungsapparates.

Die kompakte menschliche Leber ist aus einer gelappten Leber

hervorgegangen, wie sie bei niederen Primaten besteht. Die vielen individuellen Schwankungen bezeugen das. Ein größerer Erscheinungskomplex breitet sich vor uns aus; er umfasst die stammesgeschichtlichen Formveränderungen der Leber, welche schrittweise sich vollziehen.

Um alle diese Punkte auch zu begründen, bedarf es eines großen Materials. Das stand mir zur Verfügung; denn meine Untersuchungen über diesen Gegenstand haben vor 16 Jahren in Heidelberg begonnen und seither nie ganz geruht. Der Amsterdamer Zoologische Garten führte mir zahlreiches Material zu. Prof. MAX WEBER und Direktor Dr. A. KERBERT haben beinahe ein Jahrzehnt die Anatomie in Amsterdam mit Thieren aller Art reich bedacht. Herr J. BÜTTIKOFER, Direktor des Rotterdamer Thiergartens, hat mich hier in Zürich mit schönstem Untersuchungsmaterial versehen.

Bei dem Gewinnen allgemeiner Ergebnisse war die Anlegung des strengsten Maßstabes genauer Untersuchung nothwendig, welche unter Anderem dazu führte, die oben angegebenen vier Lappen an der Leber zu unterscheiden.

Die Triebfedern für die Umformungen der Primatenleber liegen außerhalb des Organs, welches in Form und wechselseitiger Ausdehnung eine überraschende Anpassungsfähigkeit zur Schau trägt. Die mit der Leber in Berührung stehenden Abschnitte der Wandungen der Bauchhöhle, sowie die Nachbarorgane sind in erster Linie für die jeweilige auftretende Form der Leber verantwortlich zu machen. Die plastischen Eigenschaften der Leber sind durch die Darstellungen von W. HIS<sup>1</sup> an dem menschlichen Organe ins richtige Licht gestellt worden.

Die Ursachen, nach welchen die Umformungen der Leber innerhalb des Primatenstammes nach einer ganz bestimmten Richtung hin erfolgen, werden in den Umwandlungen zu suchen sein, welchen der gesammte Rumpf der Primaten und vor Allem dessen abdominaler Abschnitt unterliegt. Die Veränderungen in der Form der Zwerchfellkuppel, welche allmählich flacher und flacher wird, indem ihre Spannweite mit der Verbreiterung des Rumpfes zunimmt, haben auf die Leberform einen bedeutenden Einfluss ausgeübt. Bei der allmählich relativ geringer werdenden Verschiebung der Leber während der Zwerchfellathmung kann das gleichzeitig kompakter sich

<sup>1</sup> W. HIS, Über Präparate zum Situs viscerum. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1878. pag. 58—67.

gestaltende Organ den Zwerchfellbewegungen besser folgen. Der äußerst stark gewölbte Muskel bei den niederen Säugethieren, bei den Halbaffen und niederen Affen vollzieht, wie ich annehme, relativ ergiebigere Kontraktionen, wobei eine mehrfach gelappte Leber den bedingten Verschiebungen ihrer Theile leichter nachkommen kann. Bei den Organismen mit einer gelappten Leber ist der Herzbeutel noch nicht mit dem Zwerchfell verschmolzen; vielmehr befindet sich zwischen beiden ein Lappen der rechten Lunge. Eine ergiebige Zwerchfellverschiebung beeinträchtigt daher nicht das Herz in Lage und Funktion; sie ist andererseits für die funktionelle Erhaltung des Lobus subpericardiacus der rechten Lunge erforderlich. Bei den Organismen mit einer kompakteren Leber ist der Herzbeutel mit dem Zwerchfell verschmolzen, und letzteres ist hierdurch in der Ausübung allzugroßer Exkursionen jedenfalls behindert, so dass der Stammlappen der Leber gegen die seitlichen Abschnitte sich relativ weniger verschiebt, was deren Vereinigung hat zur Folge haben können. Hiermit im Einklang steht die auch von H. REX (l. c. pag. 531) hervorgehobene Thatsache, dass der Höhendurchmesser im Dorsalgebiet der »ungelappten« Leber auf Kosten des dorso-ventralen Durchmessers bevorzugt ist. Ein in vertikaler Richtung umfangreicher gewordenes Organ verliert an Veränderungsfähigkeit seiner Form. Die Lappung der Säugethierleber steht, wie es scheint, auch unter gewissem Einflusse der Fähigkeit, dass die Träger des gelappten Organs ihren Rumpf ausgiebiger zu krümmen vermögen. Ungelappte Lebern besitzen die Säugethiere mit plumperem Körperbau, wie ihn die Anthropoiden aufweisen. Auch die Cetaceen, viele Ungulaten besitzen in Übereinstimmung hiermit eine ungelappte Leber.

Die Gestalt der Leber, so weit sie durch die Lappung bestimmt ist, bedingt naturgemäß die Art der ersten Verzweigungen der Pfortader und der Gallengänge; denn ein jeder Leberlappen muss nothwendiger Weise für sich einen größeren Ast der Venae portae in der Nähe der Leberpforte beziehen. In gleicher Weise müssen auch eine oder mehrere größere Lebervenen aus jedem Lappen der Cava inferior zufließen. Die typisch gelappte Säugethierleber besitzt daher auch eine regelmäßig verzweigte Pfortader sowie regelmäßig angeordnete Lebervenen. Beinahe ängstlich genau schmiegt sich nach H. REX (l. c. pag. 518) jedem Aste oder jeder Gruppe von Ästen der zugehörige Lappen an, so dass man von Lappen auf Ast und umgekehrt vom Aste auf den Lappen schließen kann. Der gesetzmäßig

angeordnete »Portalbaum« erlaubt, das ist zuzugeben, einen Rückschluss auf die Lappen des Organs, jedoch nur in einem gewissen Grade, da die äußere Erscheinung der Lappung verschwunden sein kann, während die innere an den Gefäßverzweigungen zum Ausdruck kommende, früher bestandene Lappung erhalten ist. Letzterer Umstand gewinnt für die Beurtheilung des weniger gelappten oder ungelappten Organs an morphologischer Bedeutung, in so fern die inneren Einrichtungen Rückschlüsse auf die einstmalige äußere Form der Leber gestatten. Es ist daher von hohem Werthe, durch die Untersuchungen von H. REX erfahren zu haben, dass nach dem Verluste der Lappung, und zwar nach erfolgter Verschmelzung der Lappen unter einander, das kompakt gewordene Organ höherer Primaten noch einen Portalbaum, wie ihn die niederen Säugethiere besitzen, bewahrt hat. Ein solcher Portalbaum bleibt z. B. in der Leber des Menschen ein wichtiges inneres Merkmal für stattgehabte äußere Organveränderungen. Die Untersuchungen von REX lehren, dass die gleichwerthigen Abschnitte der äußeren Form durch die Äste des Portalbaumes bestimmbar bleiben. Eine Übereinstimmung des Astgefolges im Gebiete der Lebervenen beim gelappten und ungelappten Organe nachzuweisen, ist REX ebenfalls gelungen. Dass übereinstimmend gelappte Organe auch eine gleiche Anordnung ihrer Lebervenen besitzen müssen, ist leicht begreiflich. Wenn die Venenanordnung beim ungelappt gewordenen Organe als gleiche bestehen bleibt, so gliedert sie sich dem Beweismaterial für stattgefundene äußere Organveränderungen als neues Zeugnis an.

Die Art der Verzweigung der Vena portae im Inneren des Organs darf nicht ohne Weiteres als die Ursache für die äußere Gestalt, d. i. für die Lappung, ausgegeben werden; denn es besteht thatsächlich der typische Portalbaum am kompakt gewordenen Organ des Menschen, also ohne dass die mit niederen Zuständen übereinstimmende Gefäßverzweigung eine Zerklüftung der Leber nach sich gezogen hätte. Warum ist Letztere ausgeblieben? Fernerhin wissen wir, dass die Gefäße sich allenthalben den Organen anpassen, welche sie zu ernähren haben oder behufs anderweitiger funktioneller Beziehungen durchsetzen. Das Umgekehrte wird wohl nirgends angetroffen. Es ist aber auch nicht einzusehen, in wie fern die Lappenbildung für den Pfortaderkreislauf von irgend welchem Vortheil sein könne, was doch der Fall sein müsste, wenn die Lappung durch die Gefäße erzeugt wäre. Läge ein solcher Vortheil vor, so sollten hinwiederum sehr wichtige Ursachen für das Aufgeben dieser Vor-



theile bei den ungelappten Organen nachgewiesen werden können. Das ist bisher nicht gelungen.

Eine von F. HOCHSTETTER<sup>1</sup> beobachtete Anomalie ist nicht ohne Bedeutung bei der Beurtheilung der Abhängigkeit der Leberlappung von der Verzweigung der Pfortader. An der Leber eines acht Tage alten Kindes, welche wegen Mangels der Gallenblase auch eines Lobus quadratus entbehrte, waren die anderen äußeren typischen Formen vorhanden. HOCHSTETTER fand aber die Nabelvene und die Pfortader gegen einander streng abgesetzt, so dass die Stromverhältnisse von denjenigen in der normalen Leber erheblich abwichen. Ein normaler Pfortaderbaum bestand nicht; ein solcher konnte also auch nicht die vorhandene typische, äußere Gestalt erzeugt haben. Auch von Seiten dieser Gefäßanomalie an der Leber kann daher auf einen ursächlichen Zusammenhang von Pfortaderbaum und Lebergestalt nicht geschlossen werden.

Die Morphologie der Säugethierleber ist gefördert worden durch die erwähnten Untersuchungen von H. REX. Dieselben führen uns die Art der Verästelungen von Pfortader, Lebervenen und Gallenwegen vor. REX weist nach, dass der Portalbaum stets in Übereinstimmung mit der äußeren Formgestaltung der Leber sich befindet, so dass man vom Portalbaum auf die Lappung des Organs zurückschließen kann, und umgekehrt. Solches ist natürlich nur dann zulässig, wenn die Beziehungen der Verästelung der Pfortader zu den einzelnen Lappen stets wiederkehren.

Die von REX festgestellten Verhältnisse sind von Werth für uns. Sie mögen, in Einklang gebracht mit den hier vertretenen Anschauungen, Erwähnung finden:

Die Verästelungsgebiete der Hauptbahnen des Portalbaumes werden von einander durch die Leberlappen abgetrennt. Die gleichwerthigen Organabschnitte werden durch die Wiederkehr der gleichen Astwerke erkennbar. An dem gelappten Organe bleiben die Pfortadergebiete getrennt. Die Pfortader theilt sich in zwei Äste, in den rechten und linken Hauptast.

#### I. Rechter Hauptast.

Er versorgt regelmäßig:

- 1) den rechten Seitenlappen (rechter oberer Lappen von REX) durch einen bogenförmig die Cava inferior umkreisenden

<sup>1</sup> HOCHSTETTER, FERDINAND, Anomalien der Pfortader und der Nabelvene in Verbindung mit Defekt oder Linkslage der Gallenblase. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1886.

*R. arcuatus*. Dieser Ast stellt die direkte Fortsetzung des Hauptastes dar, ist am ungelappten Organe leicht wieder zu erkennen. Sein Gebiet, auf die Intestinalfläche projicirt, ist etwa durch die *Impressio renalis* begrenzt;

- 2) den *Lobus venae cavae* = *Lobus Spigelii caudatus* (rechter unterer Lappen von REX) durch einen caudalwärts ziehenden *Ramus descendens*.

Er versorgt zuweilen:

den rechts von der Gallenblase befindlichen Abschnitt des rechten Centrallappens (Mittellappen von REX) durch einen *Ramus cysticus*. Dieser *R. cysticus* entspringt oft auch aus dem linken Hauptaste oder an der Theilungsstelle der Pfortader in die Hauptäste.

## II. Linker Hauptast.

Er versorgt:

- 1) durch den *Ramus cysticus* oftmals den rechten Abschnitt des rechten Centrallappens (mittlerer Lappen von REX). Das Gebiet liegt ventral von der Pforte;
- 2) durch mehrere kleine, dorsalwärts ziehende Äste den linken, an die *Fossa ductus venosi* angrenzenden Abschnitt des *Lobus venae cavae* = *Lobus Spigelii* (*Lobus omentalis* von REX). REX nennt diese Zweige die *Rr. omentales*;
- 3) den zwischen Gallenblase und *Fossa venae umbilicalis* gelegenen »*Lobus quadratus*« durch Äste, welche nach rechts von einem in der *Fossa venae umbilicalis* befindlichen »*Recessus umbilicalis*« sich abzweigen. REX nennt die betreffenden Zweige das rechte Astwerk des *Recessus umbilicalis*;
- 4) den linken Abschnitt des Stammlappens (linker oberer Lappen von REX) durch das sogenannte linke Astwerk des *Recessus umbilicalis*. Das Stromgebiet liegt hauptsächlich ventral;
- 5) den linken Seitenlappen (linker unterer Lappen nach REX) durch einen Ast, welcher die Fortsetzung des linken Hauptastes zu sein scheint, naturgemäß ein dorsal gelegenes Stromgebiet besitzt und am Wurzelgebiete des *Recessus umbilicalis* entsteht. Dieser Ast des Portalbaumes ist *Ram. angularis* geheißen und zum linken Astwerke des *Recessus umbilicalis* gerechnet.

Aus diesen Angaben ergibt sich für die Verästelung des Portalbaumes in den vier Hauptlappen das folgende Schema (Fig. 1):

## 1) Stammlappen:

## a. Rechter Abschnitt:

a) Ramus cysticus,

 $\beta$ ) rechtes Astwerk des Recess. umbil. (zum Lob. quadr.).

## b. Linker Abschnitt:

Linkes (proximales, ventrales) Astwerk des Recess. umbil.

## 2) Lobus venae cavae:

## a. Rechter Abschnitt:

R. descendens.

## b. Linker Abschnitt:

Rr. omentales.

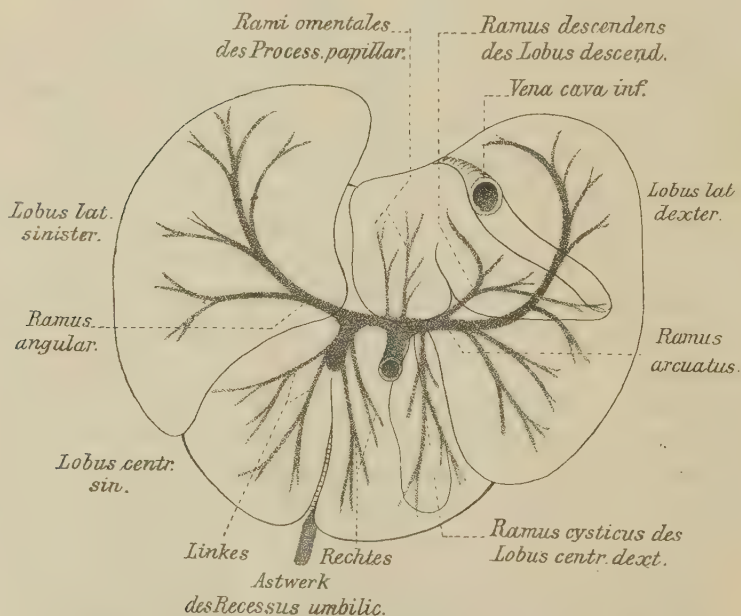
## 3) Rechter Seitenlappen:

Ramus arcuatus.

## 4) Linker Seitenlappen:

Ramus angularis.

Fig. 1.



Übersicht der Pfortader-Verästelung in der gelappten Leber der Primaten.

Ich entnehme aus dieser Übersicht erstens die wichtige Tatsache, dass der rechte Abschnitt des Stammlappens (Mittellappen nach REX) zwei Äste des Portalbaumes verschiedensten Ursprunges

(*R. cysticus* und rechtes Astwerk des *Recessus umbilicalis*) empfängt. Diese beiden Pfortaderäste erzeugen nun keineswegs zwei selbständige Lappen. Auch *REX* nimmt das nicht an. Zweitens ist zu ersehen, dass der *Lobus venae cavae* ebenfalls zwei völlig getrennt entspringende Pfortaderäste bezieht, den linken *R. omentalis* und den rechten *R. descendens*. Dieser kann sogar doppelt vorhanden sein (*Stenops gracilis*), ohne dass der Lappen seine Einheit aufgibt. Für den rechten Stammlappen und den *Lobus venae cavae* liegen also in dieser Beziehung gleiche Verhältnisse vor. Es besteht demzufolge gar kein zwingender Grund, mit *REX* den Hohlvenenlappen in zwei Lappen, einen »rechten unteren Lappen« und einen »*Lobus omentalis*« zu zergliedern; denn auch aus dem rechten Stammlappen hat man nur einen Lappen, den »Mittellappen« werden lassen. Der nach *REX* zweigegliederte *Lobus venae cavae* bildet dorsalwärts von der Pforte stets eine einheitliche, quere Masse, deren Ausdehnung in transversaler Richtung die Versorgung durch ein rechtes und ein linkes Astwerk erheischt. Ein Gleiches ist ja an dem ventral vom *Lobus venae cavae* und in gleicher querer Ausdehnung anzutreffenden *Lobus centralis dexter* der Fall.

Wenn man die Umformung des Hohlvenenlappens bei den Primaten bis zum Menschen überblickt, so ist es zu rechtfertigen, den rechten Abschnitt des Lappens einen *Lobus caudatus*, den linken Abschnitt einen *Lobus papillaris* zu nennen. Die Rechtfertigung ist aber in Hinsicht auf das zeitweilige Erscheinen der warzenförmigen und geschweiften Form der Abschnitte nur eine bedingte.

Eine andere nicht unwichtige Erscheinungsreihe entnehme ich aus den Angaben von H. *REX*. Es handelt sich um die mit den Ursprungsanomalien des *Ram. cysticus* im Zusammenhange stehenden Zustände. *REX* hat die Abweichungen im Ursprunge des *Ram. cysticus* nicht erklären können. Seine Auseinandersetzungen hierüber sind unbefriedigender Natur (l. c. pagg. 531, 532, 535, 536); denn über das Wesen dieser Ursprungsanomalien findet sich nichts. Die festgestellte Thatsache beruht darin, dass der *Ram. cysticus*, welcher den Stammlappen rechts von der *Fovea cystica* beherrscht, sowohl aus dem rechten als auch aus dem linken Hauptaste der Pfortader entstehen kann. Da an einem und demselben Organe beide Ursprungsarten nicht gleichzeitig auftreten — ein solcher Zustand ist bisher nicht beobachtet worden —, so wird es sich wohl nur um einen und denselben *Ram. cysticus* handeln. Für das Gegentheil liegen wenigstens keine Anzeichen vor. Die Gleichwerthigkeit des



Ram. cysticus an verschiedenen Organen wäre durch die Verschiedenheit des Ursprunges aus den Hauptästen der Pfortader dann nicht gestört. Daraus müssten wir den Schluss ziehen, dass die Theilungsstelle der V. portae in die Hauptäste bezüglich des Ursprunges des Ram. cysticus einem Wechsel unterworfen wäre. Diese Möglichkeit ist vorhanden. Der Wechsel könnte auf zweierlei Arten erfolgt sein. Erstens könnte er durch ungleiches Wachsthum, etwa der einander gegenüberliegenden Wandflächen der Vena portae hervorgerufen sein, und zwar derjenigen Strecke, welche zwischen der Theilung in die zwei Hauptäste und der Abgangsstelle des Ram. cysticus sich befindet. Die verschiedene Wachsthumsenergie, vielleicht sehr frühzeitig ausgelöst, wäre dann als Ursache für den entweder rechts oder links von der Theilungsstätte auftretenden Ursprung des Ram. cysticus anzugeben. Zweitens könnte es sich aber bei den verschiedenen Organen um heterogene Stämme der Pfortader handeln. Wenn das der Fall sein sollte, so müsste die Vena omphalo-mesenterica, welche sich in die rechte, aus der Vena umbilicalis stammende Vena adhevens hepatis ergießt, nicht immer dieselbe Bahn inne halten. Da nun der Ram. cysticus bei den Nagethieren vom linken, beim Menschen aber vom rechten Hauptaste der Pfortader ausgeht, so sollten bei diesen Formen genaue diesbezügliche, vergleichende Nachforschungen angestellt werden.

Die in der Leberpforte von der Pfortader sich abzweigenden Äste ziehen in ventraler Richtung als Ram. cysticus und als rechtes und linkes Astwerk des Recessus umbilicalis, dorsalwärts als Ram. descendens und Rr. omentales, latero-dextralwärts als R. arcuatus, latero-sinistralwärts als Ram. angularis. Diese Verlaufsrichtungen sind durch die Lappenanordnung vorgezeichnet.

Die Stromgebiete der zum Stammlappen verlaufenden Äste liegen naturgemäß weiter cranialwärts als die Gebiete der Äste beider Seitenlappen.

Es ist bekannt, dass die Verzweigungen des Portalbaumes nach Art der Arterienverzweigung sich vollziehen<sup>1</sup>. Diese Erscheinung steht in engstem Zusammenhange mit dem Auflösen der feinsten Zweige in kapilläre Bahnen. Die Pfortaderäste zerfallen nicht sofort dendritisch oder dichotomisch in kleinere Zweige; sie wahren vielmehr

<sup>1</sup> W. ROUX, Über die Verzweigungen der Blutgefäße. Eine morphologische Studie. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. XII. N. F. Bd. V. 1878.

ihre Selbständigkeit als Hauptbahnen und durchziehen das ihnen zufallende Gebiet excentrisch (REX, pag. 527). Die Hauptbahn ist häufig bogenförmig und die meisten Äste gehen auf der konvexen Seite des Stammes ab (ROUX, pag. 229 — REX). REX ist geneigt, anzunehmen, dass ursprünglich allen Ästen des Portalbaumes der bogenförmige Verlauf zu eigen war (REX, pag. 527). REX geht hierin offenbar zu weit. Der bogenförmige Verlauf hängt von der halbmondförmigen, durch die feste Anschmiegung an Zwerchfell und Rumpfwand bedingten Gestalt der Seitenlappen ab, in welchen thatsächlich die »Bogengefäße« angetroffen werden. Warum der in dorso-ventraler Richtung zum Stammlappen ziehende Ram. cysticus oder der Rec. umbilicalis jemals bogenförmig hätte gestaltet sein sollen, ist nicht einzusehen. Verallgemeinerungen sind gerade auf diesem Gebiete gefährlich. Die Art des Gefäßverlaufes ist auch hier strengstens von der Gestaltung des zu versorgenden Endgebietes abhängig.

H. REX hat die Hauptbahnen, mit Ausnahme derjenigen für bestimmte Organabschnitte, der aboralen (distalen) Fläche des Verästelungsbezirktes eingelagert gefunden (pag. 527). Aufsteigende Äste (Rami ascendentes) gehen vom Hauptstamme zahlreich ins oral gelegene Gebiet über. Wenn man bedenkt, dass die Vena portae und ihre Hauptäste an der aboralen Leberfläche sich befinden, die Venae hepaticae aber dicht unter dem Zwerchfell der Vena cava inf. zuströmen, also mehr oralwärts gelagert sind, so wird die Anordnung der ascendirenden Astwerke nur naturgemäß erscheinen können.

Die Annahme von ROUX (l. c. pag. 265), dass die Blutvertheilung unter dem geringsten Verluste an lebendiger Kraft sich vollziehe, dass die hydrodynamischen Kräfte, so weit die specifische Funktion und die Vorgeschichte der Organe es gestatten, voll zur Geltung kommen, trifft sicherlich auch für die Leber zu. Als Ausnahme führt Roux das Pfortadergebiet des linken, vorderen Hauptastes auf, welcher ursprünglich die Fortsetzung der Vena umbilicalis war und in eine gesonderte Stelle rückt, da in ihm eine Umkehr der Blutströmung mit der Unterbrechung der Nabelvene sich vollzog.

Die aus den Leberlappen sich sammelnden großen Gallenwege zeigen bei den Säugethieren in den wichtigsten Punkten ein übereinstimmendes Verhalten. Die Anordnung der Gallengänge ist indessen keine derartige, dass von ihr aus auf die Lappung des Organs geschlossen werden kann. Beide sind bis zu einem gewissen Grade unabhängig von einander, und die Lappung der Leber übt ihren Einfluss auf die Selbständigkeit der großen Gallenwege portal-

wärts nicht weit hin aus. Man hat es bisher nicht versucht, die Leberlappung von der Anlage der großen Gallengänge abzuleiten. Man würde dabei auch auf große Schwierigkeiten stoßen, welche jedoch nicht größer als diejenigen sein dürften, welche sich erheben bei der Ableitung der Lappen-Entstehung von der Art der Pfortader-verzweigung.

Aus den REX'schen Mittheilungen über die Gallengänge im gelappten Organe der Säugethiere entnehme ich die folgenden, wichtigen Thatsachen. Man vergleiche die Fig. 2.

Es bestehen drei große Gallengänge, welche als »Stammgänge« zum Ductus hepaticus ziehen:

- 1) Ein rechter Stammgang setzt sich zusammen aus zwei Astgängen, von welchen der eine
  - a. neben dem Ram. arcuatus des Portalbaumes aus dem Lob. lateralis dexter,
  - b. der andere neben dem Ram. descendens aus dem Lob. venae cavae sich herleitet. Ein Astgang vom Lobus papillaris kann sich als dritter hinzugesellen.
- 2) Ein linker Stammgang besitzt drei oder vier Astgänge. Die beiden ersten folgen dem Recessus umbilicalis des Portalbaumes; sie sind:
  - a. Astgang vom Lob. centralis dexter, links von der Gallenblase,
  - b. Astgang vom Lobus centralis sinister,
  - c. Astgang vom Lobus lateralis sinister. Er stammt aus dem Stromgebiete des Ram. angularis;
  - d. Astgang vom dorsalen Gebiete des Lobus papillaris.
- 3) Ein mittlerer Stammgang bezieht seine Astgänge aus dem Lobus centralis dexter, rechts von der Gallenblase. Sein Gebiet entspricht demjenigen des Ramus cysticus des Portalbaumes.

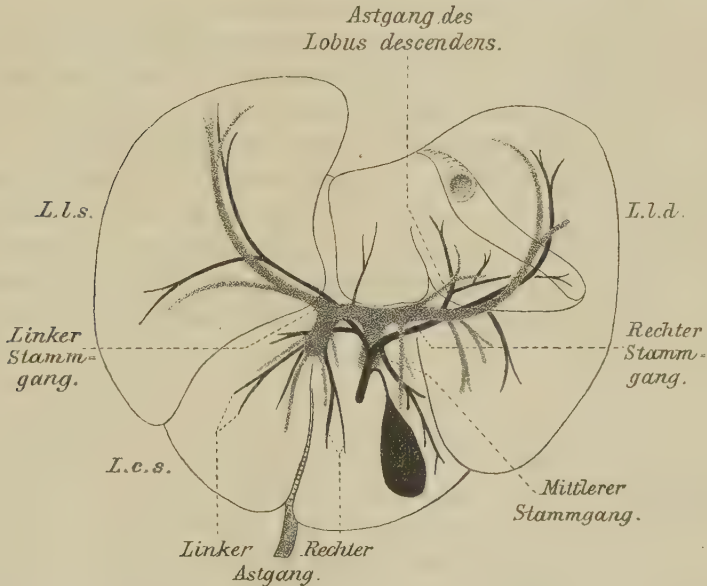
Der dorsal von der Pforte befindliche Leberlappen (Lob. papill.) kann zu allen drei Stammgängen einen Gallengang entsenden.

Die gegebenen, gegenseitigen Lagebeziehungen zwischen den drei Stammgängen und den Ästen des Portalbaumes empfangen ein noch festeres Gepräge dadurch, dass der rechte Stammgang dorsal vor der Einmündung in den Ductus hepaticus und dann links vom Ram. cysticus des Portalbaumes angetroffen wird.

Das Wiederkehren derselben großen Gallengänge und Pfortader-äste ist durch den gröberen Bau der Leber begründet. Die Leber-

pforte bedingt als alleinige Sammelstelle der austretenden Gallengänge und als einziger Zutritt für die Vena portae eine im Wesentlichen übereinstimmende Vertheilung Beider zu den großen Abschnitten der Drüse. In weiterer Entfernung von der Pforte verlieren die Gallengänge ihre individuelle Selbständigkeit, indem das Wesen der netzförmigen, tubulösen Drüse in Geltung tritt.

Fig. 2.



Übersicht der aus den großen Lappen der Primaten-Leber zum gemeinsamen Ausführgänge sich sammelnden Gallengänge.

Auch die größeren Gallengänge sind in Zahl und Anordnung einem Wechsel unterworfen. Derselbe wird erkannt aus dem Vergleiche von deren Lage zu den Ästen der Pfortader und aus demjenigen der Einmündungsart in den Ductus hepaticus.

REX hat festgestellt, dass der aus dem Lobus papillaris (Lob. omentalis) stammende Gallengang sich einsenken kann in:

- a) den rechten Stammgang, oder in
- b) den linken Stammgang, oder in
- c) den Ductus hepaticus communis, oder in
- d) den rechten Stammgang und den Ductus hepaticus (bei *Sciurus vulgaris*).

Die Einmündungen des Ductus papillaris (omentalis) in die



Stammgänge äußern sich wiederum verschiedenartig, so dass die Beziehungen des betreffenden Gallenganges zum Lobus papillaris keine festen sein können. Die Ursachen dieses Wechsels liegen, wie es scheint, in der Ausbildung verschiedener Hauptwege aus einem netzförmigen Gallengangssysteme. Die beim Hunde gewonnenen Befunde (REX, Figg. 34—39) sprechen hierfür. Es besteht kein zwingender Grund für die Annahme der Inkongruenz der Lobi papillares bei den verschiedenen Individuen.

Die Schwankungen in der Lage der Stammgänge zu den Pfortaderästen beruhen auf dem weit verbreiteten Thatbestande eines doppelten Auftretens des linken sowie des rechten Stammganges. Die Stammgänge können cranialwärts von den großen Ästen der Pfortader oder beckenwärts von ihnen lagern. Im ersteren Falle vertreten sie den epiportalen, im letzteren Falle den hypoportalen Typus. Ein epiportal und ein hypoportaler Stammgang können gleichzeitig auftreten. Der erstere befindet sich meistens mehr ventral, der letztere dorsal vom Portalbaume. Dass epiportal und hypoportaler Verlaufstypus nicht streng von einander zu scheiden und einander entgegen zu halten seien, räumt REX ein (pag. 568). Es können beiderseits zwei Stammgänge bestehen. Durch Rückbildung des epi- oder hypoportalen Stammganges auf je einer Seite stellt sich eine Reihe sehr verschiedenartiger Befunde ein. REX hat diese Verhältnisse an den Organen der Katze festgestellt. Ich entnehme aus der Untersuchung dieses Autors das Folgende:

1) beiderseits besteht ein dorsaler (hypoportaler) und ein ventraler (epiportal) Stammgang (l. c. Fig. 20); 2) rechterseits besteht ein dorsaler und ventraler, linkerseits ein dorsaler Stammgang (Fig. 19); 3) linkerseits besteht ein doppelter Stammgang, rechterseits ein einfacher (Figg. 22 u. 23); 4) beiderseits besteht ein einfacher epiportal Stammgang (Figg. 18 u. 21).

REX hat auch an den Organen des Hundes diese wichtigen Verschiedenheiten beobachtet (Figg. 34—39).

Der epiportale Verlaufstypus der Gallengänge ist durch REX bei Cetaceen, Artiodactylen, beim Orang und Menschen gefunden worden, bei Organismen mit beschränkter Lappung der Leber.

Der hypoportale Verlaufstypus ist bei *Echidna hystrix* und *Cynocephalus hamadryas* nachgewiesen, bei Thieren mit gelappten Lebern.

Die epiportale und die hypoportale Lagerung der Gallengänge besteht in wechsellvoller Ausbildung bei Edentaten, Rodentien,

Carnivoren, Pinnipediern und Primaten. REX weist darauf hin, dass diese Thiere je eine gelappte Leber besitzen.

Der Reichthum an individuellen Schwankungen, bei *Canis* und *Felis* nachgewiesen, sowie das Auftreten der verschiedenen Verlaufstypen der Gallengänge bei doch nicht gerade nahe verwandten Abtheilungen ermöglichen es nicht, irgend welche nähere Abhängigkeit der typisch bleibenden Leberlappung von der Anordnung der großen Gallengänge festzustellen. Es fehlt hierfür jegliche sichere Handhabe. Die Gallengänge scheinen in einem viel höheren Grade als die Pfortaderäste, und zwar vermöge ihrer besonderen Eigenschaften, sich von der Übereinstimmung mit der äußeren Form der Leber befreien zu können. Diese Form kann vor der Hand weder aus der Anlage des Pfortaderbaumes, wie REX glaubt, noch von derjenigen der Gallengänge abgeleitet werden. Die Lappung oder Nichtlappung der Leber muss durch ganz andere Ursachen in die Erscheinung gerufen worden sein. Dass die großen Gallen-Stammgänge nichts mit der Lappenbildung direkt zu thun haben, beweist übrigens auch die Thatsache, dass der einheitliche linke Seitenlappen bei *Stenops gracilis* die Ausführwege in zwei selbständige Stammgänge sich einsenken lässt (REX, Fig. 32).

Ein gestaltender Einfluss der Gallenblase auf die äußere Form der Leber ist vorhanden. Die Abdrücke, welche die stattliche birnförmige Ausbuchtung der Leber-Ausführgänge an der Intestinalfläche des rechten Centrallappens hinterlässt, sind bekannt. Die Abdrücke erscheinen grubenförmig und unterscheiden sich gerade in dieser Weise von den Einschnitten, welche spaltenartig die Trennung der Lappen zu Stande bringen. Die Gallenblasen-Abdrücke gleichen viel eher denjenigen Eindrücken, welche die Nachbarorgane an der Leber hinterlassen. Wie die Niere, der Magen u. s. f. übt auch die Gallenblase von außen her auf die Lebergestalt Einfluss aus. Sie wird auch wie jene Organe in der Regel an gleichen Stellen gefunden. Sie theilt mit ihnen die negative Eigenschaft, als Markstein bei der strengeren Bestimmung homologer Abschnitte der Leber gelten zu können. Die Art der Einlagerung der Gallenblase in das Leberparenchym ist den größten Schwankungen unterbreitet. Und die allgemeinen Ursachen für deren Lagerung ventral und rechts von der Leberpforte am Lobus centralis dexter gehen sicher nicht von der Leber aus; sie sind vielmehr in der Gesamttopographie der Unterfläche der Leber zu suchen, wobei der Magen die

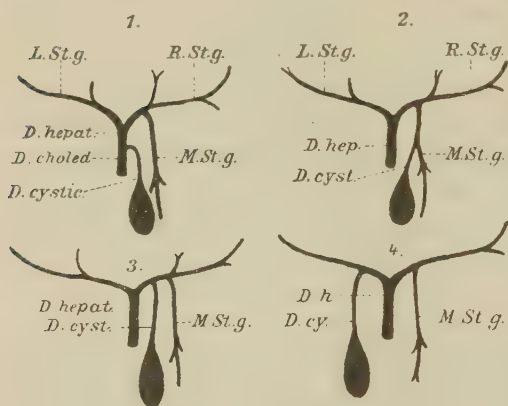
Hauptrolle spielen dürfte. Bei genauerer Prüfung der räumlichen Verhältnisse der Leberpforte erscheint die Möglichkeit eines Auswachsens der Gallenblase nach einer anderen Richtung so gut als ausgeschlossen; denn dorsal von der Pforte fehlt der Platz für eine sichere Lage der Gallenblase; rechts von der Pforte würde sie bei der primitiven, gelappten Leber die Incisura interlobularis dextra zu überschreiten haben, um vom rechten Centrallappen auf den rechten Seitenlappen übergreifen zu können.

So tief auch die Eindrücke, durch die Gallenblase hervor-  
gebracht, sein mögen, — eine Lappung der Leber wird durch sie

nicht erzeugt, höchstens vorgetäuscht.

Wenn der rechte Centrallappen trotz aller Abdrücke, welche durch Nachbarorgane bedingt sind, seine Einheitlichkeit als Leberlappen nie aufgibt, aber trotzdem von zwei Ästen der Pfortader aufgesucht wird, so geht daraus nur wieder die Unabhängigkeit von der Art der Verzweigung des Pfortaderbaumes und der Bildung der Lappen der Leber hervor. Es ist

Fig. 3.



Übersichtliche Darstellung der verschiedenen Arten der Einsenkungen des Gallenblasenganges in die großen Gallengänge.

- 1) Ausmündung in den Duct. hepat. comm.,
- 2) - - - mittleren Stammgang,
- 3) - - - rechten seitlichen Stammgang,
- 4) - - - linken - - -

gewiss nichts Seltsames, wenn ein so großer, breiter Lappen für seinen rechten wie für seinen linken Abschnitt selbständige Gefäße empfängt.

Eben so wenig wie aus der Lage der Gallenblase Rückschlüsse auf die Ursache der Lappung gestattet sind, bietet auch der Zusammenhang des Ductus cysticus mit den Ausführgängen der Leber irgend welche sichere Handhabe über Ursache oder genauere Bestimmung der Lappung der Leber. Es ist dabei von dem häufigen Fehlen der Gallenblase ganz abzusehen, worüber uns die von REX zusammengestellte Tabelle Aufschluss giebt (l. c. pag. 581). Der Ductus cysticus steht mit den Gallenwegen in sehr verschiedenem

Zusammenhänge. Die Einmündung kann 1) in den Duct. hepaticus communis erfolgen, 2) in den mittleren Stammgang, 3) in einen der seitlichen Stammgänge. Da nun diese drei Formen bei den Individuen eines Genus angetroffen werden, so verlieren wir vor der Hand den Maßstab für die Beurtheilung der Gleichwerthigkeit der Gallenblase sowie der großen Stammgänge bei den verschiedenen Individuen; denn die vielen Formen der Einmündung des Ductus cysticus können bedingt sein entweder durch die Ungleichwerthigkeit der Gallenblase oder derjenigen der Stammgänge oder gar derjenigen Beider. Die Annahme einer Wanderung der Einmündungsstelle des Ductus cysticus, für welche REX eintritt, erklärt die Abweichungen nicht. Durch den Nachweis der häufigen netzförmigen Anordnungen auch in Gebieten der großen Stammgänge wird die Ausbildung verschiedenartiger Gallengänge als Ursache für den Wechsel der Einmündungsstelle des Ductus cysticus in sie wahrscheinlich gemacht. Dadurch ist aber die Konstanz der Gallenblase noch nicht erwiesen. Die netzförmige Anordnung größerer Gallengänge ist durch REX bei *Canis familiaris* (l. c. Figg. 34 u. 39) nachgewiesen.

Die Ursachen, welche für die Ausbildung der typisch gelappten Leber bei den Säugethieren anzunehmen sind, werden nicht ganz fremd sein können denen, welche die Umformungen der Leber bei den Primaten beherrscht haben. Die Zwerchfellathmung, ihre von der Form des Rumpfes abhängige Verschiedenartigkeit, dürfen nicht außer Acht gelassen werden, wenn die Gestaltung der äußeren Verhältnisse der Leber erörtert werden. Diese außerordentliche Anpassungsfähigkeit an die Umgebung, welche W. His 1878 für die menschliche Leber hervorgehoben hat, drängt dahin, die umgestaltenden Faktoren in der Umgebung des Organs, die Triebfeder für die äußere Gestaltung der Leber aber nicht im Inneren derselben zu suchen. Die Pfortader spielt nach REX beim Aufbau, bei der Lappung der Leber eine hervorragende, ja leitende Rolle (l. c. pag. 518). Der hohe Grad der Anpassungsfähigkeit des Organs an die Nachbarschaft, sowie das Vikariiren der einzelnen Abschnitte sollen sich nach REX am besten an der Hand des Portalbaumes lösen lassen (pag. 534). Sollten hier nicht eine Verwechslung zwischen Ursache und Folgeerscheinung vorliegen? und die Eigenartigkeit des Portalbaumes im Gegentheil durch die tief auf das innere Verhalten einwirkende äußere Lappung erzeugt sein? Auch als Ursache für die vikariirende verschiedene Mächtigkeit der einzelnen Abschnitte der Leber bei Säugethieren wird das differente Verhalten der Pfortaderäste ausge-



geben. REX bezieht sich z. B. auf den vom »*Ram. cysticus*« versorgten Leberabschnitt bei Nagern, Raubthieren und beim Menschen. Das Verhältniß vom vertikalen zum transversalen Durchmesser ist für den besagten Abschnitt nach REX' Angaben sehr ungleich. Die verschiedene Ursprungsstätte des *Ram. cysticus* aus den Hauptästen der Pfortader soll nun die Erklärung hierfür abgeben (l. c. pag. 18, 29). Worin das Wesen, die Entstehungsweise des differenten Ursprunges des »*Ramus cysticus*« beruhen, ist dabei nicht erörtert. Es ist auch nicht erwogen worden, ob der verschiedene Ursprung nicht auf die differente Ausbildung der betreffenden Leberabschnitte zurückzuführen sei. Es bleibt unverständlich, wie die verschiedene Ursprungsstätte eines Gefäßes zur Ursache der Mächtigkeit eines Organabschnittes werden könne. Begreiflicher ist es, dass die Entfaltung eines Organabschnittes auch die Entwicklung ursprünglich kleinerer Gefäße nach sich ziehe, welche allmählich die Stellvertreter der Muttergefäße werden können. Das muss eine Verlagerung des Ursprunges der zu den gleichwerthigen Gebieten führenden Gefäße zur Folge haben. Wenn, wie REX angiebt, der *Ram. cysticus* in einem Falle (beim Menschen) vom rechten, im anderen Falle aber vom linken Hauptaste der Pfortader (bei Nagern und Raubthieren) ausgeht, so kann der *Ram. cysticus* hier und dort nicht das gleiche Gefäß sein, vorausgesetzt, dass die beiden Hauptäste der Pfortader gleichwerthige Bildungen geblieben sind. Hier kommen wichtige, morphologische Grundfragen in Betracht, und die Verschiebung des *Ramus cysticus* kann unmöglich von nur principiell unwichtiger Natur sein, da es sich in den verschiedenen Fällen vielleicht um ganz verschiedene Gefäßäste handelt. Diese Erwägungen lassen REX's Anschauungen betreffs der Abhängigkeit der äußeren Gestaltung der Leber von der Verzweigungsart des Portalbaumes auch im Speciellen nicht fest genug begründet erscheinen. Nach REX ist die Lappung der Leber streng an die Verästelung des Portalbaumes gebunden. Es ist aber nicht erwiesen, ja nicht einmal wahrscheinlich gemacht, dass nicht gerade das Gegentheil der Fall ist. Die Lappung ist natürlich auch für uns keine willkürliche Erscheinung. Sie ist vielmehr eine sehr ausgeprägte Eigenartigkeit der Säugethierleber. Ihre Entstehung leitet sich aber meines Erachtens her von den außerhalb des Organs liegenden und dasselbe beeinflussenden Faktoren. Die so von außen her bedingte Lappung wirkte nothwendiger Weise zurück auf die bestimmte Gliederungsart des Portalbaumes.

Der Versuch, die äußeren Formverhältnisse der Leber von der

Verästelungsart des Portalbaumes abzuleiten, wird, falls man ihm eine unmotivirte Anerkennung zu Theil werden lässt, das Bestreben nach sich ziehen können, etwa die Hemisphärenbildung des Gehirns von der Verzweigung der Gehirnarterien herzuleiten.

Verkümmerungen von größeren Abschnitten der Leber müssen bei einem so unentbehrlichen Organe kompensatorische Ausbildungen im Gefolge haben. Derartige von letzterem gefolgte Verkümmerungen sind an der Primatenleber durch die Vergleichung der äußeren Verhältnisse leicht festzustellen. Der linke Stamm- und der linke Seitenlappen erleiden eine hochgradige Rückbildung ihres Umfanges. Das Organ der Anthropomorphen und des Menschen ist so auffallend verändert, dass der Nachweis jeder Zeit leicht zu liefern ist. REX bestätigt diese Thatsache; er findet den zum linken Seitenlappen ziehenden Ast der Vena portae (Ram. angularis) an der menschlichen Leber sehr verkümmert. Einer hochgradigen Rückbildung unterliegt fernerhin der in den Netzbeutel Anfangs weit herabragende Lobus venae cavae (Lobus omentalis). Nur der dorsal von der Pforte liegende Abschnitt bleibt erhalten.

Die kompensatorischen Ausbildungen am rechten Stammlappentheil und am rechten Seitenlappen vollziehen sich hauptsächlich in vertikaler Ausdehnung, was das deutlichere Hervortreten von Rami ascendentes der betreffenden Pfortaderäste im Gefolge hat.

Es ergeben sich für mich die folgenden gewichtigen Gründe für die Unhaltbarkeit der Hypothese, dass die Art der Verästelung der Pfortader der maßgebende Faktor für die Lappung der Leber sei:

1) Der rechte Stammlappenabschnitt empfängt zwei vollkommen selbständige Astwerke des Portalbaumes, ohne dass die Abgliederung zweier Lappen sich daraus eingeleitet hätte. Das große Lappengebiet erklärt vielmehr hinlänglich die Ausbildung zweier Stromgebiete in ihm.

2) Die Zusammenfassung der von REX als »unterer rechter Lappen« und als Lobus omentalis aufgeführten Abschnitte in einen Lappen, welcher durch die engste Beziehung zur Hohlvene ein Lobus venae cavae genannt zu werden verdient, ist nach meinem Dafürhalten vollkommen gerechtfertigt. Der Bezug des Blutes für diesen Hohlvenenlappen aus zwei getrennten Pfortaderästen hängt mit der großen Querausdehnung zusammen. Es ist unberechtigt, aus diesem einheitlichen Abschnitte zwei zu machen. Ähnliches ist ja auch für den Mittellappen nicht geschehen.

3) Der von REX unterschiedene »untere rechte Lappen« bezieht zuweilen zwei ganz selbständige Pfortaderäste. Bei *Stenops gracilis* entsteht der eine aus dem rechten Hauptaste, der andere aus dem Ram. angularis (REX, pag. 556 Fig. 32). Warum, fragt man sich, ist eine Zerklüftung des Lappens einer doppelten Versorgung von der Pfortader her nicht gefolgt? Wäre sie erfolgt, sie könnte als Thatsache der genannten Hypothese von der Abhängigkeit der Leberlappung Nahrung geben.

4) Ungelappte Lebern zeigen eine gleiche Verästelung der Pfortader wie die gelappten Organe. Das ist eine sehr wichtige Thatsache. Sie beweist aber rundweg die Unabhängigkeit der Lappung von der Anordnung des Portalbaumes.

Wir halten daran fest, dass die Lappung der Säugethierleber wohl eine sehr eigenartige Erscheinung ist, dass der Nachweis ihrer Abhängigkeit von inneren Einrichtungen des Organs aber nicht erbracht ist.

Man sollte meinen, dass, wenn man sich des Drüsencharakters der Leber erinnert, die Verzweigung der Drüsenausführgänge noch eher als die Verzweigungen der Pfortader Übereinstimmungen mit der Lappung des Organs erkennen ließe. Es wäre aber auch hier leicht zu zeigen, dass diese Abhängigkeit der äußeren von der inneren Organisation nicht besteht, dass die Lappung auch von diesem Gesichtspunkte aus als eine sehr differente Bildung sich zeigt. Das Fehlen von Hypothesen über diesen Punkt enthebt mich der Pflicht, des Näheren hierauf einzugehen.

Ursächliche Kräfte werden eben so wie für die Ausbildung der äußeren Formen auch für die Rückbildung von bestimmten Abschnitten der Leber angenommen werden müssen. Dem wissenschaftlichen Bedürfnisse, die Ursachen z. B. für die Verkümmernng des linken Leberlappens des Menschen aufzufinden, ist man nachgekommen. Erklärungsversuche für diesen Rückbildungsvorgang sind durch SAPPEY gegeben, welcher annimmt, dass der linke Leberlappen in embryonalen Zeiten durch seine nähere Beziehung zur Vena umbilicalis Anfangs reichlichere Zufuhr arteriellen Blutes empfangen als nach der Geburt, wodurch der verschiedene Umfang des Drüsenabschnittes früher und später bedingt sei. Die Hinfälligkeit dieser Deutung ergibt sich aus der Thatsache der bereits im dritten Entwicklungsmonate sich einstellenden Rückbildung des Umfanges des linken Lappens. F. HOCHSTETTER leitet das eintretende Übergewicht des rechten Lappens über den linken Abschnitt der Leber von mehreren

Zuständen her. Der rechte Leberlappen empfangt mit der zunehmenden Entwicklung des Darmkanals vom dritten Monate an mehr Blut durch die Pfortader, was ihm einen Vorsprung im Wachsen vor dem linken Lappen sichere. Hierbei ist außer Acht gelassen, dass der linke Lappen durch den gewaltigen Ausbau des placentalen Kreislaufes doch in einer viel günstigeren Lage sich befinden sollte (s. SAPPEY), und dass die Gefäße überhaupt nicht tonangebend bei der Entwicklung wichtiger Organe zu sein pflegen. HOCHSTETTER (pag. 375) führt andererseits mit Recht als Ursache des Zurückbleibens des linken Lappens im Wachsthum die Entwicklung von Magen und Milz an, welche auch die Verschiebung der Leber und des Ligam. teres bedinge. Die Einwirkung der Nachbarorgane auf die Gestaltung der Leber ist bis in die feineren Verhältnisse erwiesen, so dass Magen, Milz und Herz beim Menschen und bei den Anthropoiden für die beschränkte Entfaltung des linken Organabschnittes verantwortlich zu machen sind. Wir brauchen hierfür nicht auf die äußerst zweifelhaften Gefäßeinwirkungen zurückzugreifen. Die handgreiflichen Erfolge der Nachbarorgane bezüglich der Gestaltung der Leber befriedigen beim Forschen nach deren Ursachen.

Alle Veränderungen an der äußeren Gestaltung der Leber bei den Säugethieren sind bedingt durch die Einwirkungen, welche von der engeren oder weiteren Nachbarschaft ausgehen. Ich fasse die Begründung in Folgendem zusammen:

Die Leistung der Leber ist für den gesammten Körper eine feststehende. Der innere Bau der Leber als einer Drüse ist ein gleichartiger. Es handelt sich in allen Theilen um ein gleichwerthiges Gewebe, welches dieselben Beziehungen zu den Blutgefäßen und den Gallenwegen besitzt. Es ist, so dürfen wir annehmen, für den gesunden Körper eine gewisse Masse von Leberdrüsengewebe erforderlich. In welcher Weise diese in der Bauchhöhle Platz findet, ist vom Standpunkte des normal funktionirenden Gesamtorganismus aus betrachtet gleichgültig; denn das Unterbringen der umfangreichen, homogenen Masse kann unmöglich von allgemeinen, den ganzen Körper beherrschenden Bedingungen abhängen. Die Ursache für die Verpackung der Leber im Abdomen ist vielmehr in deren strengster Abhängigkeit von den Raumverhältnissen in der Bauchhöhle zu suchen. Der in Betracht kommende Raum ist bedingt durch die benachbarte Bauchwand sowie durch die der Leber benachbarten Organe der Bauchhöhle. Diese Theile erzeugen zunächst die Form



der Leber. Es ist dies eine Erscheinung, welche an jedem einzelnen Falle aus den Abdrücken der verschiedenen Organe an der Leber ohne Weiteres abzulesen ist.

Bei der Lagerung der Leber spielen zunächst eine Hauptrolle die Entstehung der Leber aus der Wand des Duodenum sowie deren Entfaltung im ventralen Meso-gastro-duodenum. Entscheidend für die feste Lagerung der Leber werden zweitens die innigen Beziehungen zur Pfortader sowie zur unteren Hohlvene durch die Vv. hepaticae. Drittens wirken die benachbarte Rumpfwand und viertens die Nachbarorgane gestaltend und zwingend auf die bestimmte Einlagerung in die Bauchhöhle ein. Niere, Magen und Milz, Bauchspeicheldrüse sowie sehr verschiedene Abschnitte des Darmrohres beeinflussen die Leber. Die äußere Form der massigen Leber ist jeweilen das Ergebnis der von allen Seiten auf sie einwirkenden, angegebenen Theile.

Mit den Veränderungen der die Leber gestaltenden Einrichtungen stellen sich in der Säugethierreihe auch die Umwandlungen an der Leber selbst ein. Sie sind also bedingt. Alle Veränderungen an ihrer äußeren Gestalt sind korrelativer Natur und stellen sich sofort als Folgezustände der veränderten Umgebung ein. Auch für diese korrelativen Veränderungen bestehen Gesetzmäßigkeiten. W. His hat solche aus den einfachsten korrelativen Umformungen hervorgegangenen festen Zustände für die menschliche Leber genauer dargelegt.

Die jeweilen angetroffenen Zustände der Lappung der Säugethierleber können selbstverständlich nicht durch die genannte einfache korrelative Veränderung entstanden sein; denn es ist schlechterdings nicht einzusehen, wie irgend ein Nachbarorgan die Gliederung der massigen Leber in einen Central- und in Seitenlappen hätte erzeugen können. Diese Lappung kann aber auch die Leber nicht aus eigener Machtvollkommenheit ins Leben gerufen haben. Derartige bildende Kräfte sprechen wir diesem Organe nicht zu. Die Gliederung muss vielmehr von an deren Einrichtungen, außerhalb der Leber gelegen, geschaffen worden, mithin eine bedingte sein. Und eben so wie die Lappung selbst, so wird auch die allmähliche Umgestaltung der gelappten Leber unter den Einflüssen anderer Kräfte in der Umgebung des Organs nur haben erfolgen können. Aus der bestimmten Form einer Leber sind diese gestaltenden Kräfte nicht mehr unmittelbar abzulesen. Sie liegen nicht direkt vor unseren Augen. Sie müssen erschlossen werden. In so fern können wir die korrelativen Umformungen, welche durch mechanische Ursachen,

außerhalb des Organs wirksam, die Leberlappung beherrschen, als solche höheren Ranges unterscheiden. Die hier in Frage kommenden Kräfte erblicke ich in der Zwerchfellathmung, welche einen stetigen Wechsel in der Form der Leber bedingt. Der Wechsel ist ein sehr ergiebiger da, wo das Zwerchfell große Exkursionen vollzieht. Das ist bei schmalbrüstigen, mit kielförmig gestaltetem Brustkorbe versehenen, niederen Säugethieren der Fall; denn hier ist auch das Zwerchfell stark gewölbt, und die Entfernung des Herzens vom Diaphragma gestattet freiere Bewegungen desselben. Diese können aber nicht ausgeführt werden, wenn die voluminöse Leber als eine einheitliche, ungeformte Masse bestehen würde. Die Gliederung in den großen centralen Lappen und in die Seitenmassen erscheint von diesem Gesichtspunkte aus als unmittelbares Ergebnis der sehr ergiebigen Formveränderung des Zwerchfelles niederer Säugethiere während der Athmung. Die Leber der Säugethiere überhaupt ist aber gelappt, weil gleichzeitig eine Zwerchfellathmung besteht.

Wenn die Bedingungen für die Lappung der Leber durch Umgestaltungen höherer Ordnung aus dem Organismus wieder ausgeschaltet werden, so kann das Organ, wieder mehr sich selbst überlassen, der altererbten Gliederung verlustig gehen. Eine auf diese Weise kompakter werdende Leber hat also stets das Stadium der Lappung einmal besessen. Dies Ereignis vollzog sich bei den Anthropomorphen und beim Menschen. Bei ihnen ist der Thorax breit und tief. Das Zwerchfell stellt eine flache, quer gestellte Kuppel dar und unterhält schon bei verhältnismäßig geringen Exkursionen das Athmungsgeschäft. Die im Einklange mit der Form des Zwerchfelles im queren und sagittalen Durchmesser vergrößerte Leber folgt als kompaktes Organ den Bewegungen des Diaphragma. Das Herz resp. der Herzbeutel konnte sich unter den veränderten Bedingungen dem Zwerchfelle nähern, ja vollkommen mit ihm verwachsen, wodurch hinwiederum als Art von Rückwirkung die Zwerchfellbewegungen eingeengt werden. So schwinden die Kräfte, welche die Leberlappung für die ganze Klasse der Säugethiere in die Erscheinung riefen, bei deren höchststehenden Vertretern.

Eine geschlossene Reihe wichtiger Thatfachen, welche in einem gegenseitigen Abhängigkeitsverhältnisse stehen, bürgt uns für die Stichhaltigkeit der oben angeführten Annahme von Ursachen, welchen die äußere Gestaltung der Leber unterliegt.

## II. Die Leber der Halbaffen.

### 1. *Nycticebus tardigradus*.

Die Organe von drei durch mich untersuchten Thieren stimmten in den Hauptmerkmalen überein; sie differirten nicht unwesentlich von einander in den Einzelheiten ihres Baues (s. Figg. 4—9).

Die Übereinstimmungen traten zunächst in der äußeren Form hervor, welche durch die feste Verpackung im oberen Raume der Bauchhöhle bedingt ward. Die Ausfüllung der Zwerchfellkuppel durch die Leber sowie deren Anlagerung an die der Zwerchfellwand angeschlossenen Wandungen der Bauchhöhle verliehen dem Organe je eine Kuppe, welche gegen die Endsehne des Zwerchfells sich erhob, sowie abschüssige Wandflächen. Diese dürfen trotz einer fehlenden schärferen Absetzung von einander als eine dorsale, eine ventrale und eine rechte und linke seitliche Fläche unterschieden werden.

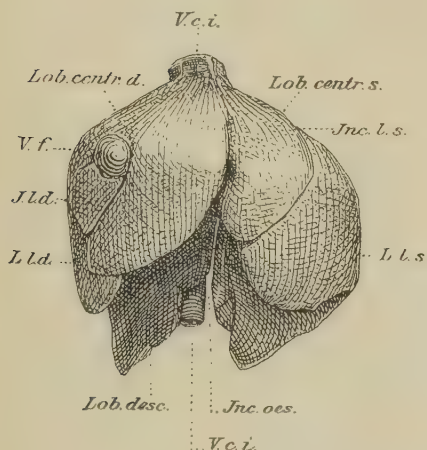
Magen mit Milz, der Anfangstheil des Dünndarmes sowie andere Darmabschnitte zeigten sich tief in die Leber von unten her eingegraben, so dass die von der Leberkuppe mantelförmig herabhängenden und in scharfe Ränder auslaufenden Organabschnitte die genannten Baueingeweide von der Bauchwand trennten. Die untere, intestinale Fläche war immer stark ausgehöhlt, und das Organ nahm eine hutpilzartige Gestalt an oder glich bei stärkerer Ausdehnung der Wandabschnitte in caudaler Richtung der Hälfte einer Tonne.

Von größerer Bedeutung ist die Übereinstimmung der Lage des von der Speiseröhre herrührenden Eindruckes, der *Impressio oesophagea*. Er ist an der Dorsalwand unweit und unterhalb der Austrittsstelle der Hohlader aus der Leber zu finden; er liegt naturgemäß etwas nach links vor der Wirbelsäule und leitet zum tiefen, durch den Magen erzeugten Eindrucke der Unterfläche, zur *Impressio gastrica*. Die Speiseröhre bot wie der Magen für die sich vergrößernde Leber Widerstand dar. Die Vergrößerung erfolgte daher zu beiden Seiten der Speiseröhre in caudaler Richtung; sie führte zur Ausbildung eines paarigen, vor der Wirbelsäule herabhängenden Fortsatzes. Eine mediane Spalte trennt den rechten vom linken Fortsatze; ihre obere Wandung ist die *Impr. oesophagea*. Die Spalte verdankt der Lage der Speiseröhre ihre Entstehung. Sie heiße *Incisura oesophagea*.

Der den Einschnitt rechts begrenzende Fortsatz ist stets stattdlich entwickelt; er hat die Hohlvene in sich aufgenommen, welche ihn in ganzer Ausdehnung durchsetzt. Seine Beziehung zur Vena

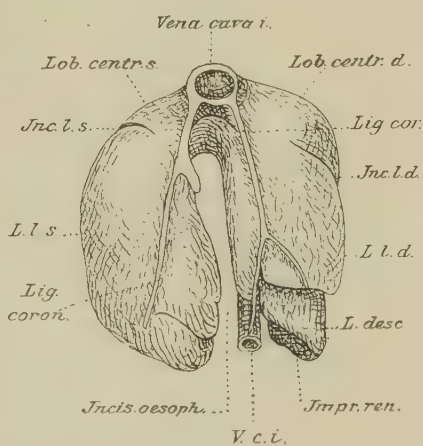
cava inf. ist eine hervorstechende Eigenschaft; denn die Vene ist zugleich die Ursache dafür, dass der rechte Fortsatz sich als ein in deren Längsrichtung caudalwärts ausgedehnter, schlanker und selbständiger Lappen entfaltet hat. Derselbe ist stets rechts von der Impr. oesoph. mit der Hauptmasse der Leber verschmolzen, welche ebenfalls die Hohlader in ventro-dorsaler Richtung umflossen hat. Ist der Fortsatz rechts von der Incis. oesoph. durch die Umwachsung der Hohlvene zu einem eigenen Lappen der Leber geworden, so darf diesem Lob. descendens auch die Benennung eines Hohladerlappens, Lobus venae cavae, zukommen.

Fig. 4.

Leber von *Nycticebus tardigradus* (Java). 1/1.

Ansicht von der ventralen Fläche.

Fig. 5.



Ansicht von der dorsalen Fläche.

Der linke Fortsatz ist ohne Beziehungen zu Nachbarorganen und nur ein Auswuchs der links von der Impr. oesoph. befindlichen Masse des Organs. Nichtsdestoweniger treten auch an ihm Andeutungen von Abschnürungen von genetisch unbekannter Bedeutung auf.

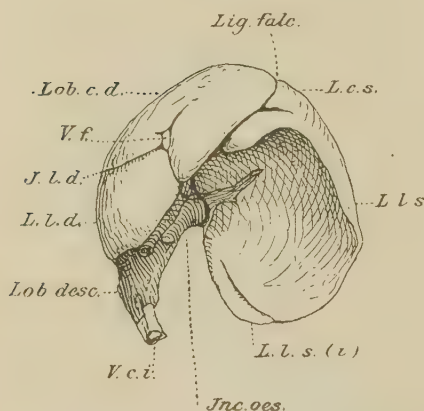
Man kann sich die Leber auf dem Verbindungsstücke von Speiseröhre und Magen reitend denken (Figg. 5, 7, 8); die herabhängenden Schenkel verleihen der Leber eine symmetrische Gestalt.

Als caudalwärts gerichtete Auswüchse der Leber haben die Seitenfeiler der Incisura oesophagea das zwischen Leber und dorsaler Bauchwand ausgespannte Doppelblatt des Bauchfells in Mitleidenschaft gezogen, und zwar rechts und links in etwas verschiedener Weise. Die linke Lamelle des peritonealen Doppelblattes ist



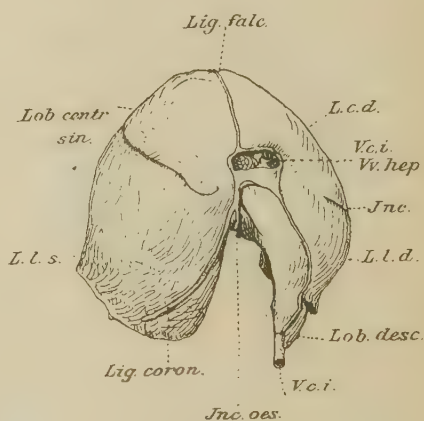
links einfach in caudaler Richtung ausgezogen und bildet für sich eine Duplikatur, deren Anheftung an der Dorsalfläche auf den Figg. 5 und 7 erkennbar ist. Das eine Blatt dieser Duplikatur setzt sich aufwärts in die linke Lamelle des Lig. falciforme, das andere setzt sich in die linke Lamelle des Lig. hep.-gastricum fort. Die rechte Lamelle des zwischen Leber und dorsaler Bauchwand ausgespannten serösen Doppelblattes ist ebenfalls zu einer Duplikatur umgestaltet, deren Anheftung an der Leber der Dorsalfläche des Lobus venae cavae angehört. Die eine seröse Lamelle setzt sich aufwärts und rechts von der Hohlvene in das Lig. falcif., die andere setzt sich unterhalb der Vene in das Lig. hep.-gastr. fort. In diesem Verhalten

Fig. 6.



Leber von *Nycticebus tardigradus*. 1/1.  
Ansicht von ventral und rechts.

Fig. 7.



Ansicht von dorsal und links.

besteht eine Übereinstimmung mit der linken Seite. Eine Verschiedenheit äußert sich in der Fortsetzung beider Blätter auf die in die Leber eintretende Hohlvene, welche je lateral und ventral einen serösen Überzug erhält.

Aus dem Verhalten der Serosa ist die Genese des Lobus venae cavae abzulesen: der Leberlappen hat sich von der Kuppe der Leber aus abwärts in ganzer Cirkumferenz der Hohlvene entfaltet, diese dadurch in das Organ hinein bezogen und mit der Entfernung von der dorsalen Bauchwand das seröse Doppelblatt zwischen letzterer und der von Lebersubstanz umgebenen Vene ins Leben gerufen.

Die scharfe Abgliederung des betreffenden Lappens beruht auf der innigen Beziehung zur Hohlvene.

Die Leber ist in übereinstimmender Weise bei den untersuchten Thieren in folgender Art gegliedert:

1) Ein Lappen ist in die Kuppel des Zwerchfelles eingepasst. Er nimmt median den ganzen dorso-ventralen Durchmesser in Anspruch und breitet sich nach beiden Seiten hin aus. Er umschließt dorsal die untere Hohlvene, welche von ihm aus zum Zwerchfell zieht. An ihn sind die anderen Leberlappen angefügt, was für den Lobus venae cavae bereits erwähnt ward. Er ist der Stammlappen der Leber. Er hat sich im ventralen Mesenterium entwickelt, welches ihn an der konvexen Fläche als Lig. falciforme, an der konkaven Intestinalfläche als Lig. hep.-gastro-duodenale und als Lig. hep.-umbilicale verlässt. Letzteres geht ventral in das Lig. falcif. über. Die ligamentösen Doppelblätter trennen den Stammlappen in einen rechten und in einen linken Abschnitt. Die zum Lig. teres rückgebildete Nabelvene ist im Lig. hepato-umbilicale tief in die Leber eingelassen und erzeugt die Fossa venae umbilic., welche ventral in der Incisura umbilic. endigt. Das Lig. hep.-gastro-duoden. (Omentum minus) ist an den Rändern der quergestellten Leberpforte befestigt. Seine Anheftungsstelle ist dorsalwärts zur Impressio oesophagea fortgesetzt und ist zur Dorsalwand der Hohlvene verfolgbar. Der zum Ligamente rückgebildete, venöse Ductus venosus Arantii hinterlässt die Fossa ductus venosi. Diese bildet gemeinsam mit der Fossa venae umbilic. und einem Theile der Pforte die einheitliche Fossa sagittalis, die Hauptlängsfurche. Sie grenzt schärfer als das Ligam. falciforme (suspensorium) den rechten Abschnitt des Stammlappens vom linken Abschnitte ab. Der linke Stammlappen ist kleiner als der rechte. Letzterer trägt die Gallenblase, welche die Fossa vesicae felleae hinterlässt. Diese dehnt sich in nahezu sagittaler Richtung vom rechten Abschnitte der Pforte bis zum ventralen Rande der Leber aus. Der Fundus vesicae felleae berührt daher die ventrale Bauchwand.

Ein sehr verschieden gestalteter Bezirk wird durch die Leberpforte, Gallenblasengrube und Fossa venae umbilic. an der Intestinalfläche abgegrenzt. Er wird am menschlichen Organ Lobus quadratus geheißen.

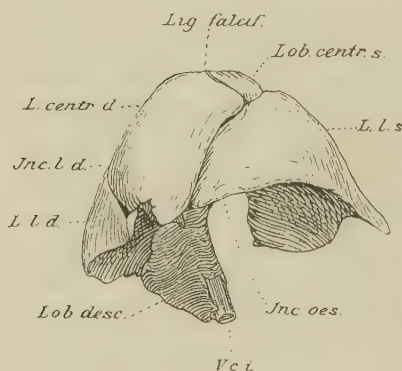
2) Die Leberpforte ist eine quer gestellte Grube. Sie ist dorsal durch einen quer gestellten Substanzbalken verlegt, welcher rechts in einen, in den Vorraum zur Bursa omentalis vorspringenden, spitzigen freien Lappen sich fortsetzt. Dieser Lobus papillaris hängt dorsal von der Pforte mit dem Hohladerlappen zusammen,

welcher schlank und selbständig, prävertebral und caudalwärts sich erstreckt.

Der Lobus papillaris sowie der Querwulst, welcher die Pforte dorsal berandet, lagern der Speiseröhre an, welche an ihnen die Impressio oesoph. hinterlässt.

Der steil abfallende Lob. venae cavae umschließt nahe der Incis. oesoph. die Hohlvene; seine freiere Entfaltung ist nach rechts hin erfolgt. Er bietet für die Anlagerung des Duodenum eine ventrale Fläche dar. In eine schräg lateral abfallende, untere Fläche sind die rechte Niere und Nebenniere eingelassen. Medial befindet sich die Hohlvene.

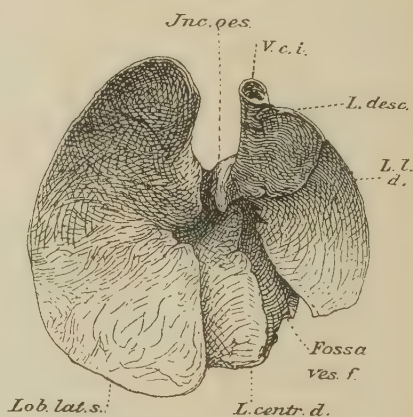
Fig. 8.



Leber von *Nycticebus tardigradus*.  $\frac{1}{2}$ .

Ansicht von ventral und rechts.

Fig. 9.



Ansicht der intestinalen Fläche.

Die Reste der dorsal von der Pforte fortgesetzten Bildungen des Stammlappens werden an der menschlichen Leber als Lobus caudatus (Spigelii) beschrieben, dessen Processus caudatus dem Hohladerlappen von *Nycticebus* entspricht, dessen Proc. papillaris hier als Lappen selbständiger ist.

3) Dorsal und rechts von der Pforte, zugleich verschmolzen mit dem Hohladerlappen geht vom Stammlappen der rechte Seitenlappen, Lobus lateralis dexter, aus. Äste der Gefäße ziehen aus der Pforte zur Wurzel des Lappens, welcher vom Stammlappen aus sich in caudaler Richtung längs der dorsalen Bauchwand frei ausgedehnt und den Lob. venae cavae eine Strecke weit von letzterer abgedrängt hat. Die freie Entfaltung erfolgte längs der rechten

Bauchwand bis in die Ventralgegend. Der Lappen theilte sich gemeinsam mit Stamm- und Hohlvenenlappen an der Zusammensetzung der Intestinalfläche der Leber. Er ist bis zur schmalen Wurzel vom Stammlappen durch einen tiefen Einschnitt abgesetzt. Diese rechte seitliche Incisur dringt ventro-lateral in nahezu horizontaler Richtung dorsalwärts in die Leber ein. Ich führe den Einschnitt weiterhin als *Incisura interlobaris lateralis dextra* auf.

Der scharfe, untere Lappenrand bildet dorsal, rechts lateral und rechts ventral den unteren Rand der Leber.

Der Umstand, dass der Hohlader- und der rechte Seitenlappen von einer gemeinsamen Basis am Stammlappen in caudaler Richtung sich frei entfaltet haben, bedingt einen von der serösen Duplikatur des Lobus venae cavae auf die Dorsalfläche des rechten Seitenlappens zuweilen sich ausdehnenden Fortsatz. Derselbe tritt da auf, wo der Seitenlappen zwischen dorsale Bauchwand und Lobus venae cavae sich freier entfaltete.

Die rechte Peritoneallamelle der Duplikatur ist dann zu einem neuen Doppelblatte bis zum unteren Rande des Seitenlappens ausgezogen. Es wird auf der Fig. 7 vermisst, ist gut entwickelt an einer anderen Leber (Fig. 5), an welcher der selbständigere Seitenlappen Bedingung für es ist. Dieses den letzteren an die Bauchwand heftende seröse Doppelblatt ist also im angegebenen Sinne bedingter und untergeordneter Natur, während das vom Lobus venae cavae auf die Hohlvene fortgesetzte Ligament überhaupt an das Auftreten des Lappens geknüpft ist.

4) Ein linker Seitenlappen, Lobus lateralis sinister, hat seine Wurzeln am Stammlappen nahe der linken Umwallung der Pforte und links von der Fossa ductus venosi. Die Verbindung mit dem Stammlappen ist eine beschränkte, dorsal und links von der in den Stammlappen aufgenommenen Strecke der Hohlvene. Gefäße ziehen aus der Pforte zur Wurzel des Lappens. Vor den Gefäßen ragt ein spitzer Fortsatz nach rechts über die Hauptlängsfurche; er setzt sich ventralwärts ohne schärfere Abgrenzung in den linken Seitenlappen fort. Sein Auftreten ist fraglos an den Gefäßverlauf geknüpft. Ich heiße den nie ganz fehlenden Fortsatz den *Processus pyramidalis*. Er ist auf den Figg. 6 und 9 erkennbar.

Die freie Entfaltung des linken Seitenlappens geschah unter dem linken Stammlappen in caudaler, lateraler und ventraler Richtung. Eine konvexe Fläche berührt die linke dorso-latero-ventrale Region der Bauchwand; eine konkave Fläche zeigt als Theil der Intestinalfläche



des ganzen Organs den Abdruck von Magen und Milz. Beide Flächen stoßen in einem scharfen, linken unteren, lateralen und ventralen Rand zusammen. Eine dritte Fläche berührt den linken Stammlappen. Zwischen beide dehnt sich die *Incisura lateralis sinistra* aus.

Der Lappen begrenzt die *Incisura oesophagea* und empfängt nahe seiner Wurzel den Abdruck der linken Wandfläche der Speiseröhre. Sein Umfang ist oft sehr ansehnlich. Er trägt immer zur Herstellung der symmetrischen Gestalt der ganzen Leber bei, welche auf den Figg. 4 und 7 und auf Fig. 9 bei verschiedenen Ansichten deutlich wird. Kleinere Seitenlappen können an ihm auftreten, welche durch seichte Furchen oder tiefere Einkerbungen abgegrenzt werden.

Das linke Blatt des *Lig. falciforme* ist durch den linken Seitenlappen in ein caudalwärts ausgezogenes Doppelblatt umgestaltet. Als solches bildet es den linken Abschnitt eines *Ligam. coronarium*. Es findet an der dorsalen Fläche des Lappens seine Anheftung und dehnt sich von dessen Wurzel bis zum unteren Rande aus (Figg. 5 und 7). Es dient zur Befestigung der Leber an die dorsale Bauchwand. Diesem serösen Ligamente entspricht auf der rechten Seite genau das zuweilen auf den rechten Seitenlappen fortgesetzte Doppelblatt des *Lobus venae cavae*. Beide setzen sich jederseits aufwärts in das *Lig. falcif.*, abwärts in das *Lig. hepato-oesoph.-gastricum* (*Omentum minus*) fort. Beide zusammen werden an der menschlichen Leber als *Lig. coronarium* aufgeführt. Die beiden Schenkel desselben stoßen hier in einem spitzen Winkel zusammen und schließen median die untere Hohlvene zwischen sich.

Ein übereinstimmendes Merkmal für die Organe aller Individuen ist die Umwachsung der unteren Hohlvene vom Stammlappen und vom *Lobus descendens* (*caudatus*) aus. Die Vene ist dadurch beim Verlassen der Leber zwischen die Blätter des *Lig. falcif.* eingefasst, besitzt andererseits beim Betreten einen serösen Überzug, welcher auf den *Lobus descendens* sich fortsetzt, von Beiden als Doppelblatt zur dorsalen Bauchwand zieht.

### Individuelle Schwankungen.

Die Gestalt der Leber ist müthen-, glocken- oder tonnenförmig.

#### 1) Stammlappen.

a. *Incisura venae umbilicalis*. Sie ist ein Einschnitt in den freien, ventralen Rand (Fig. 4). Sie ward dem letzteren entfremdet,

nachdem der linke Flügellappen seinen vorderen Randtheil über die Incisur nach rechts über die Medianlinie hinaus entfaltetete. Dies kommt in geringfügiger Weise auf Fig. 6 zum Ausdruck, wo ein zungenförmiger Fortsatz des Lob. lat. sin. den Stammlappen in der Antheilnahme an der Bildung des vorderen Randes beschränkt, so dass die Incisur letzterem nicht mehr angehört. Der linke Seitenlappen zeigt sich auf Fig. 8 nach allen Richtungen hin so mächtig ausgedehnt, dass er, auch durch die ausgedehnte Anlagerung an den rechten Abschnitt des Stammlappens, die Incis. umbilic. vom freien Vorderrande der Leber ausgeschlossen und dadurch den Stammlappen des größten Theils seines freien Randes beraubt hat. Dieser besteht nur noch im Anschlusse an die Incisura vesicae felleae.

In der Lage der Incis. umbilicalis zum Margo anterior der Leber kommt eine der Wechselbeziehungen zwischen Größe und Ausdehnung vom Stamm- und linken Seitenlappen zum Ausdrucke.

Die Incisura interlobaris lat. sin. trennt auf Fig. 4 den linken Seitenlappen nur vom linken Stammlappen, auf den Figg. 6 und 8 aber auch vom rechten Abschnitte des Stammlappens. Die Incisura umbilic. wird auf den Figg. 6 und 8 in die Incis. interlob. lat. sin. hineinbezogen. Das Lig. hep.-umbil. verläuft in dem Falle der Fig. 3 aus der Incis. umbil. direkt zum Nabel, hat in den beiden anderen Fällen den ihm ventral vorgelagerten linken Seitenlappen zu kreuzen.

Es kann wohl kaum einem Zweifel unterliegen, dass der Befund der Fig. 4 einem primitiven ontogenetischen Stadium entspricht, die Befunde der Figg. 6 und 8 aber Stadien weiterer Entwicklung vorstellen; denn der linke Seitenlappen entfaltetete sich von der Dorsalfläche des Stammlappens aus.

Es bleibt aber zweifelhaft, ob das ontogenetisch spätere Verhalten der Fig. 8 nicht einem phylogenetischen früheren gleichwerthig sei.

Die Fossa venae umbilicalis ist stets eine offene Grube; sie wird mit der Ausdehnung des linken Seitenlappens nach rechts durch diesen von der Intestinalfläche der Leber ausgeschlossen (Fig. 9).

b) Gallenblasengrube (Fossa vesicae felleae). Die Grube reicht an einem Objekte von der Pforte bis zum Vorderrande des rechten Stammlappenabschnittes und ist von scharf geschnittenen Rändern umgeben; sie hinterlässt am Vorderrande einen scharfen Ausschnitt (Incisura vesicae). Der rechte Seitenlappen berührt den Grund der Gallenblase. Man vergleiche Figg. 8 und 9. Die Grube liegt an der Intestinalfläche in ganzer Ausdehnung frei zu Tage. Sie

ist an den beiden anderen Objekten streckenweise in einen Kanal dadurch umgewandelt, dass an die Stelle der beiden scharfen Grenzkanten der Fovea vesicae felleae der Fig. 9 zwei wallartige Vorsprünge getreten sind. Dieselben haben von rechts und von links her die Gallenblase umwachsen und berühren sich nunmehr unter der Gallenblase. Dadurch schließen die beiden Wälle allmählich die Gallenblase von der Intestinalfläche der Leber ab, und nur eine sagittale Spalte bleibt zwischen ihnen bestehen, welche den Zugang zu der von dem paarigen Walle umflossenen Gallenblase auch jetzt noch gestattet. Dadurch, dass die Wälle lappenförmig bis zum ventralen Leberrande sich ausdehnen und hier den Fundustheil der Gallenblase umschließen, ist die Spalte auch bei ventraler Ansicht erkennbar. Sie ist auf Fig. 6 unterhalb des Fundus vesicae felleae eben angedeutet, auf Fig. 4 zu einem ansehnlichen Einschnitte geworden. Derselbe dehnt sich von der Gallenblase caudalwärts und nach rechts aus. Die Größe der Spalte ist durch die zu freieren Lappen ausgewachsenen Umwallungen der Fovea vesicae felleae bedingt. Es handelt sich hier um zwei »Flügelappen« der Gallenblase. Der rechte Flügelappen bleibt an beiden Objekten der unansehnlichere. Der linke Flügelappen hängt auf der Fig. 6 weit herab und hat sogar eine Berührung mit dem rechten Seitenlappen der Leber erworben; er ist ein sehr ansehnliches Gebilde auf der Fig. 4, wo in gleicher Weise der Kontakt mit dem rechten Seitenlappen ausgebildet ist. Der als Lobus quadratus abgrenzbare Bezirk der Intestinalfläche setzt sich naturgemäß in den linken Flügelappen fort.

Verfolgt man die Flügelappen gegen die Leberpforte hin, so sieht man sie sich rasch abflachen, wodurch die Gallenblase wieder zum Vorschein kommt, welche hier wie auf Fig. 9 in ganzer Ausdehnung nur in eine Grube eingelassen ist.

Verschiedengradige Einbettungen der Gallenblase in den rechten Stammlappen sind erwähnt bei SCHROEDER VAN DER KOLK und VROLIK.

Das einfachere Verhalten liegt zweifellos auf den Figg. 8 und 9, das weiter vorgeschrittene auf Fig. 6 und Fig. 4 vor. Es ist aber aus den Befunden selbst nicht abzulesen, ob das erstere oder das letztere einem für *Nycticebus* phylogenetisch älteren Zustande entspreche.

## 2) Rechter Seitenlappen.

Er ist vor Allem durch die Flügelappen in seiner Größe und

in seinen Kontaktflächen beeinflusst. Auf Fig. 8 lehnt er sich einzig und allein dem rechts von der Fovea vesicae felleae befindlichen Abschnitte des Stammlappens an; auf Fig. 6 und 4 erkennt man die erworbene Berührung mit den beiden Flügellappen, mithin mit dem Lobus quadratus.

### 3) Linker Seitenlappen.

Seine Beziehungen zum Vorderrande der Leber sowie zur Incisura umbilicalis sind erwähnt worden. In ihnen wurzeln die hauptsächlichsten Schwankungen, welche an ihm gefunden werden. Der einfachste anatomische Befund ist derjenige, bei welchem der linke Seitenlappen die geringsten Verschiebungen über die ventrale Medianlinie aufweist. Er ist auf Fig. 4 dargestellt. Der Lappen ragt hier nicht über die Incis. umbil. des Stammlappens hinaus. Die Leber der Fig. 6 zeigt den linken Seitenlappen mit einem schlanken Fortsatze versehen, welcher nach rechts unterhalb der Incis. umbil. gegen den linken Flügellappen (Lob. quadrat.) gerichtet ist, die Incis. umbil. vom Ventralrande der Leber ausschließt und dieselbe zu einer engen Spalte umändert. Das auf Fig. 8 abgebildete Organ ist mit einem linken Seitenlappen ausgestattet, dessen mächtige Ausdehnung nach rechts und ventral ganz besonders hervortritt. Der größte Theil des Ventralrandes der Leber fällt dem linken Seitenlappen zu.

Die gesammte Oberfläche des Lappens erscheint glatt am Objekte der Figg. 8 und 9. Einschnitte treten am dorsalen, die Incis. oesophagea begrenzenden Fortsatze auf. In einfachster Weise zieht eine seichte Grube an dessen Ventralfläche bis zum Unterrande auf Fig. 6 (*L.Ls.[i]*). An entsprechender Stelle wird am Objekte der Figg. 4 und 5 ein von der Ventralfläche über den unteren Rand bis auf die Dorsalfläche vordringender Spalt angetroffen, welcher ein mediales Läppchen entstehen lässt. Dasselbe ist durch eine Quergrube nochmals in einen oberen und einen unteren Abschnitt geschieden. Der so medial abgespaltene Lappen ahmt das Verhalten am Lobus venae cavae nach, ohne auch nur im entferntesten eine gleiche Bedeutung zu besitzen. An W. VROLIK's (1843) Abbildung von der Leber des *Nycticebus javan.* ist ebenfalls ein mediales Läppchen zu erkennen, welches durch eine vom unteren Rande senkrecht emporsteigende Spalte Selbständigkeit empfängt. Diese ist etwa in gleicher Weise ausgesprochen wie am Objekte der Figg. 4 und 5.

Wenn man sich darauf beschränken will, die Anzahl der Lappen an der Leber von *Nycticebus* anzugeben, so stößt man auf Schwierig-



keiten, sobald die kleinen Sekundarlappchen Berücksichtigung finden sollen. Das Wesentliche hingegen besteht in Folgendem: Durch die Anheftung des primitiven ventralen Mesogastrium an die Leber zerfällt diese in einen rechten und in einen linken großen Abschnitt. Beiden gemeinsam ist der durch Lig. falciforme und Omentum minus sowie das Lig. venae umbilicale halbirt Stammlappen. Diesem sind dorsal der unpaare, rechts vom Lig. duct. ven. gelegene Hohladerlappen (*Lobus venae cavae s. descendens*), je seitlich der Seitenlappen angefügt.

Dem Stammlappen können zur Seite von der *Fossa vesicae felleae* wohl entwickelte Flügellappen zukommen. Vor den Pfortaderästen des linken Stammlappens kann sich eine wulstförmige Zacke selbständiger zu einem *Processus pyramidalis* entfalten. Der *Lobus venae cavae* zeigt dorsal von der Leberpforte stets den *Processus papillaris*.

Die Anheftungsstellen der serösen Doppelblätter an der Leber sind sagittal gestellt und liegen an der oberen und an der unteren Fläche; sie gehen in der *Incisura umbilicalis* und an der *V. cava inf.* in einander über. An der Pforte ist das rechte Blatt zum Lig. hep.-gastro-duodenale ausgezogen. Die Hohlvene und der *Lobus caudatus* dehnten die rechte Lamelle zur abwärts gehenden Duplikatur aus. Der linke Seitenlappen übte gleichen Einfluss auf das linke Peritonealblatt. Der Übergang beider dorsalen Duplikaturen in das sagittale Doppelblatt des ventralen Mesenterium wird in der Umgebung der Hohlvene gefunden.

Primitive und fortgeschrittene Zustände werden neben einander an einem und demselben Objekte angetroffen. So ist z. B. das Verhalten der Einlagerung der Gallenblase in den rechten Stammlappentheile an der Leber der Figg. 8 und 9 ein einfaches, indessen die Rechtsausdehnung des linken Seitenlappens eine Umformung voraussetzen lässt.

## 2. *Peridicticus* Potto.

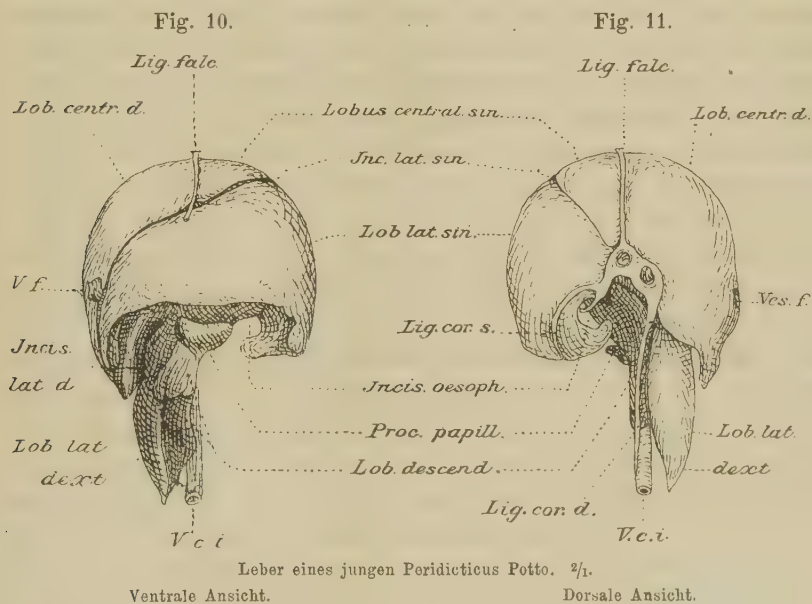
Die folgenden Mittheilungen beziehen sich auf die Organe eines jungen und eines erwachsenen Thieres.

Die Beziehungen der Leber zum Bauchfelle, zur *Vena cava inf.*, zu den Nachbarorganen, die Zerlegung in die großen Lappen, sowie die in Höhe und Breite sich äußernde Form des Organs sind im Wesentlichen wie bei *Nycticebus* anzutreffen. In einigen Punkten

jedoch sind bemerkenswerthe Abweichungen zu verzeichnen; diese befinden sich z. Th. im Banne individueller Schwankungen.

Die linke Hälfte des Organs ist so gut entfaltet, dass die Symmetrie beider Hälften in dem oberen Theile der Leber kaum gestört ist. Sie wird in der dorsalen, unteren Region durch den Längs der Vena cava ausgedehnten Lappen aufgehoben.

Einige auffallende, individuelle Schwankungen liegen in der kompensatorisch stärkeren Entwicklung der beiden Seitenlappen gegenüber dem linken Stamm- und dem Hohlvenenlappen vor.



### 1) Stammlappen.

Die Anheftungsstellen des ventralen Mesenterium als Lig. falci-forme, Omentum minus und Lig. venae umbilicalis trennen einen linken kleinen von einem rechten größeren Abschnitte ab. Der Größenunterschied ist an der Leber des jungen Thieres ein sehr bedeutender. Man erkennt ihn auf den Figg. 10 und 11. Der ventrale Rand sowie die Zwerchfellfläche des rechten Stammlappens in ihrer queren Ausdehnung sind etwa viermal so groß als diejenigen des linken Lappentheiles. Die dadurch aufs höchste gestörte symmetrische Volumsentfaltung wird für das Gesamtorgan durch die gewaltige Größe des linken Seitenlappens ausgeglichen.

a) *Incisura venae umbilicalis*. Sie ist beim jungen Thiere vollkommen verschwunden. Die Ursache hierfür liegt in der Anlagerung des linken Seitenlappens an den Stammlappen von unten her (Fig. 10). Ein ähnliches Verhalten war bei *Nycticebus* eingeleitet (Fig. 6) und bereits auch weitergebildet (Fig. 8).

b) Die Hauptlängsfurche des Erwachsenen ist vor der Leberpforte durch eine Brücke zu einem Kanale umgestaltet. Derartige Substanzbrücken werden bei höheren Formen öfter angetroffen.

c) *Fossa vesicae felleae*. Die Grube ist untief; sie geht rechts von der Pforte aus und erreicht an beiden Lebern den ventralen Rand, an welchem sie einen tieferen Einschnitt hinterlässt. Ihre Ausdehnung ist eine schräge; sie ist bei dem jugendlichen Thiere ventralwärts und stark nach rechts, beim erwachsenen ventralwärts und nach links gerichtet. Beim ersteren liegt sie an der Intestinalfläche der Leber frei zu Tage, und nur der Gallenblasengrund ist vom linken Seitenlappen überlagert. Die *Incisura vesicae felleae* ist am vorderen Leberende von beiden Seiten her durch stärker vorspringende Zipfel eingefasst (Fig. 10). Beim älteren Thiere ist an Stelle des linken Randfortsatzes ein in dorsaler Richtung gut entfalteter linker Flügellappen getreten, welcher nicht nur die Gallenblase, sondern auch den rechten Seitenlappen von unten her bedeckt und beide von der Intestinalfläche abschließt. Der linke Flügellappen nimmt Antheil an der Bildung der Ventralfläche der Leber, ist hier von seiner Umgebung überall scharf abgesetzt. Der Zustand kommt dem auf Fig. 4 bei *Nycticebus* am nächsten. Es hat sich auf diese Weise ein Einschnitt zwischen linkem Flügellappchen und den rechten Abschnitten des rechten Stammlappens und des rechten Seitenlappen-theiles ausgebildet, welcher von der ventralen über die intestinale Leberfläche zur Pforte und in die Tiefe zur Gallenblasengrube führt. Diese ist in einen Kanal umgewandelt. Der Flügellappen erreicht ventral eine Breite von 2,5 cm, eine Höhe von 1,2 cm.

d) Die untere Hohlvene lagert beim Erwachsenen in einer Grube des dorsalen Randes des Stammlappens; sie ist von diesem nicht vollkommen umgeben. Sie liegt rechts vom Ligam. falciforme, dessen rechtes Blatt als Theil des Lig. coronarium der rechten Venenfläche folgt. Die Vena hepatica des rechten Stammlappens senkt sich direkt in die vordere Hohlvenenwand ein. Die Lebervenen des linken Stamm- und des linken Seitenlappens verlassen die Leber links von der V. cava inferior. Das gleiche Verhalten ist auch beim jugendlichen Thiere der Fall (Fig. 11).

## 2) Rechter Seitenlappen (Figg. 10 und 11).

Er ist hinter der Vena cava mit der Wurzel des Lobus venae cavae verschmolzen. Er nimmt eine dorsale Lage ein; der Lob. venae cavae (descendens) schiebt sich ventralwärts auf seine Intestinalfläche und theilt diese dadurch in eine für den Darmtractus und eine für die rechte Niere zur Anlagerung bestimmte Fläche.

Der rechte Seitenlappen ist beim erwachsenen Thiere in caudaler Richtung sehr stark entwickelt, überragt in dieser Hinsicht den ventral von ihm befindlichen Lob. descendens. Was dieser an caudaler Ausdehnung einbüßte, glich der Seitenlappen wieder aus. So besteht zwischen beiden ein correlatives Verhalten. Der rechte Seitenlappen des jungen Thieres ist lanzettförmig und überragt den Lob. descendens um ein sehr Beträchtliches (Figg. 10 und 11). In dem Größenverhalten und der starken caudalen Ausdehnung des Seitenlappens gegenüber dem Lob. descendens liegt ein Hauptunterschied zwischen den untersuchten Organen von *Peridicticus* und *Nycticebus* vor.

Der lanzettförmige Lappen der Figg. 10 und 11 zeigt eine konvexe Dorsalfläche. Die Ventralfläche ist durch eine scharfe, senkrechte Leiste in eine konkave laterale Fläche zur Aufnahme vom Colon bestimmt und in eine mediale Fläche geschieden. Der letzteren lagern cranial der Lob. venae cavae, caudalwärts die rechte Niere an. Der Lappen läuft spitz aus.

Der rechte Schenkel des Lig. coronarium heftet sich cranial dem verschmolzenen Abschnitte des Seiten- und Hohlvenenlappens an; er ist durch den Seitenlappen trotz dessen Länge nicht in einen sekundären Fortsatz ausgezogen (Fig. 11).

## 3) Hohlvenenlappen (Lobus venae cavae = descendens).

Die Hohlvene ist in den Lappen aufgenommen; sie betritt ihn am freien caudalen Ende und verläßt ihn an der Wurzelverbindung mit dem Stammlappen. Der der Vene folgende Lappenfortsatz ist beim jungen Thiere im Verhältnisse zum rechten Seitenlappen schwach entwickelt; er legt sich der ventralen Fläche des letzteren an und bildet gemeinsam mit ihm eine Grube zur Aufnahme der rechten Niere und eine solche für Darmtheile. Die zur dorsalen Rumpfwand ziehende, seröse Duplikatur bildet den rechten Schenkel des Lig. coronarium, welches durch den rechten Seitenlappen in keiner Weise modificirt ist.

Der Lobus descendens ist an der Leber des erwachsenen Thieres verlagert. Sein freier caudaler Fortsatz ist ventral- und lateral-



wärts gerichtet. Das spitze Ende reicht bis an die Costalportion des Zwerchfelles heran. Durch die Anlagerung an die Intestinalfläche des rechten Seitenlappens wird diese in einen medialen zur Aufnahme für die Niere und in einen lateralen, für die Aufnahme des Duodenum bestimmten Abschnitt geschieden. Zwischen beiden vertieften Abschnitten liegt die Berührungsfläche für den Lob. descendens. Dieser ist zu einer dreiseitigen Pyramide umgestaltet. Eine freie scharfe und caudalwärts gerichtete Kante scheidet die vertieften, für Duodenum und für Niere bestimmten Flächen von einander.

In der Schiefstellung des Lobus venae cavae tritt ein sehr bedeutsamer Unterschied zwischen dem alten Exemplare von *Peridicticus* und dem jungen Thiere, sowie von *Nycticebus* auf.

Die Vena cava inferior ist in ihrem natürlichen Verhalten zum Lob. descendens unbeeinflusst: sie durchsetzt ihn. Während das Massiv des Lappens rechts von der Vene sich ausgedehnt hat, ist ein schmaler Leberfortsatz erhalten geblieben, welcher die Vene von der freien Unterkante des Lappens aus caudalwärts begleitet. Dieser Fortsatz entspricht genau dem caudalwärts ausgreifenden Lappen-Abschnitte von *Nycticebus*. Dem entsprechend zieht von der V. cava inf. aus eine seröse Duplikatur zum schmalen Leberfortsatz beim jungen *Peridicticus* (Fig. 11). Der laterale Lappenabschnitt des erwachsenen Thieres ist neu gebildet, zwischen Duodenum und rechter Niere eingeschoben. Seine Ausbildung findet vielleicht seine Ursache in der Rückbildung des sagittal gestellten rechten Grenzpfailers der Incisura oesoph. zu einem schmalen Anhange. Das zu ihm von der Hohlvene ziehende seröse Doppelblatt ist durch den rechten Lappentheil nach rechts ausgezogen; es erstreckt sich von dem Anhange aus nach rechts zur freien unteren Kante des Lobus descendens, welche dadurch als eine rechts gedrehte erkannt wird. In dieser ausgesprochenen Weise sind beim erwachsenen *Peridicticus* die stattgehabten Verschiebungen aus dem Verhalten der Serosa nur selten noch abzulesen.

Der zum Lobus papillaris des ausgewachsenen Thieres ausgebildete Papillarfortsatz erstreckt sich in caudaler Richtung frei von der breiten, dorsal von der Leberpforte befindlichen Basis des Hohlvenenlappens aus. Die Länge des papillaren Lappens beträgt nicht weniger als 1,5 cm; sie spricht für dessen große Selbständigkeit.

Der Papillarlappen des jungen Individuums ist ähnlich gestaltet;

er läuft spitz aus, zeigt eine Dorsalfläche, welche dem Pankreas sich zuwendet, und eine vordere Fläche, welcher links die hintere Fläche des Magens und rechts das Duodenum anlagerten. Der Lappen ragt in die Bursa omentalis ein und verdient ein Lobus omentalis heißen zu werden. VAN CAMPEN fand den »Lobus caudatus« in einigen unansehnlichen Anhängen des rechten Seitenlappens.

#### 4) Linker Seitenlappen.

a) Leber des ausgewachsenen Thieres. Die aus der Fossa transversa in ihn eintretenden Gefäße divergiren dorsal- und ventralwärts; sie fassen zwischen sich kleinere Lappchen, von denen drei nicht unansehnlich sind. Sie entsprechen nach ihrer Lage dem Proc. pyramidalis von *Nycticebus*. An der Impressio oesophagea finden sich Einschnitte in die Substanz des Organs, eben so an der dorsalen Lappenfläche; sie liegen ventral- und medianwärts vom linken Abschnitte des Lig. coronarium.

b) Leber des jungen Thieres (Figg. 10 und 11). Der Ösophagus ist vom linken Seitenlappen beinahe in ganzem Umkreise umfasst. Der Lappen übertrifft an Volum die übrigen Abschnitte der Leber. Er dehnte sich nach rechts hin aus, nachdem er unter Anlagerung an den Stammlappen die Medianebene überschritten hatte. Er bedeckt von unten her selbst die Gallenblase, erreicht beinahe den rechten seitlichen Einschnitt. Seiner stark gewölbten unteren Fläche lagert sich der Magen ein. Der scharfe, untere Ventralrand ist quer gestellt. Die linke Leberhälfte steht der rechten an Volum nicht erheblich nach. Der linke Seitenlappen übertrifft den rechten Seitenlappen an Volum um ein Mehrfaches.

Der linke Abschnitt des Lig. coronarium zieht vom Lig. falciforme aus in senkrechter Richtung über die Dorsalfläche des Lappens; er endigt an dessen unterem Rande.

Die Incisura oesophagea ist wegen der geringen Ausdehnung des Lob. lat. sin. in caudaler Richtung beim jungen Exemplare (Figg. 10 und 11) nur wenig hoch, durch einen medianwärts gerichteten Fortsatz des Lob. lat. sin. zu einer kreisrunden Öffnung, welche caudalwärts sich öffnet, umgestaltet. Der Ösophagus hinterlässt außerdem am Lobus descendens einen ausgeprägten Eindruck.

Aus dem Spielraume der individuellen Schwankungen, sowie der Verschiedenheiten der Organe der beiden Arten *Nycticebus* und *Peridicticus* heben sich hervor:

1) die Rückbildungsfähigkeit des rechten Seitenlappens zu einem schlanken unansehnlichen Anhangsgebilde unter gleichzeitiger Ausbildung

2) des linken Seitenlappens zu einem alle anderen Lappen an Umfang überragenden Leberabschnitte, wobei die Ausdehnung nach rechts bis über die Gallenblase hinaus sich vollzieht, wobei der die Incisura oesoph. begrenzende linke lumbale Pfeilerlappen sich rückbildet;

3) der Hohlvenenlappen kann aus der senkrechten, descendirenden Stellung in eine völlig schiefe Lage übergeführt werden und dabei, nach rechts sehend, mit dem Zwerchfelle in Berührung gelangen;

4) die Ränder der Fovea vesicae felleae können zu wallartigen Erhebungen und selbst zu selbständiger sich abgliedernden Flügel-lappen sich umgestalten;

5) die Längsfurche kann im ventralen Abschnitte überbrückt sein;

6) der Proc. papillaris des Lobus venae cavae ist aus einem winzigen Anhang zu einem vollkommen freien, und in den Vorraum der Bursa omentalis herabhängenden Gebilde entwickelt, welcher dann als ein Lobus papillaris s. omentalis uns entgegentritt<sup>1</sup>.

Die von der stets erkennbaren Grundform des Baues der Primierleber sich verschieden gestaltenden Einrichtungen lassen sich zum Theile mit genügender Sicherheit auf ihren morphologischen Werth abschätzen. Man wird z. B. kaum fehlgehen, wenn man den Zustand, in welchem der linke Seitenlappen die Medianlinie nicht überschreitet, für die Leber von *Nycticebus* und *Peridicticus* als den Ausgangspunkt desjenigen Verhaltens betrachtet, in welchem die Rechtslagerung ausgesprochen ist. Ersteres Verhalten ist als anatomischer Befund zweifellos ein primitives. Möglicherweise ist dasselbe aber als solches im Bauplane der Halbaffen nicht mehr bewahrt geblieben, sondern durch das fortgeschrittenere Verhalten ersetzt worden.

Wenn wir den Zustand, in welchem der linke Seitenlappen auf die linke Körperhälfte beschränkt bleibt, als einen primitiven beurtheilen dürfen, so wird auch ein damit verbundener, stattdlich ent-

<sup>1</sup> E. ZUCKERKANDL (1899) beschreibt einen solchen Lappen bei Lemur und bei *Stenops* (?) und nennt ihn einen Lobus pyramidalis, welche Bezeichnung indifferenter ist als die eines Lobus papillaris, da durch letztere die Übereinstimmung mit dem Processus papillaris der menschlichen Leber zum Ausdrucke kommen soll. Sie ist aber auch indifferenter als die Bezeichnung eines Lobus omentalis, da durch diese ja feste Lagebeziehungen angedeutet sind.

wickelter, lumbaler Pfeilerlappen der Incisura oesophagea nur als eine Begleiterscheinung primitiver Organisation anzusehen sein. Eine solche besitzt *Nycticebus*. Wenn aber der den Ösophagus von links her umschlingende Abschnitt des hauptsächlich nach rechts verlagerten linken Seitenlappens nur als ein unansehnliches Gebilde in die Erscheinung tritt, wie es bei *Peridicticus* der Fall ist, dann darf dieser Zustand als ein Begleiter sekundärer Umbildung ausgegeben werden. Die Abnahme der Incisura oesophagea an Höhe ist also eine Folgeerscheinung anderweitiger Umbildungen.

Die senkrechte Stellung des Hohlvenenlappens ist eine ursprüngliche. Dies ergibt sich aus der Abhängigkeit des Lappens von der Hohlvene. Die bei *Peridicticus adultus* angetroffene Schiefstellung des Lappens ist etwas neu Hinzugekommenes; sie ist die Vorläuferin des zuweilen bei *Platyrrhini* (*Ateles*, *Cebus*), sowie bei den *Catarrhini* gefundenen typischen Verhaltens. Die rechte Niere bildet bei der schiefen Rechtsstellung des Hohlvenenlappens engste nachbarliche Beziehungen aus, und ihr dürfte wohl auch eine gewisse Bedeutung bei der Umbildung an der Leber zukommen.

Wenn das Übergreifen des linken Seitenlappens über die Medianlinie eine Sekundäerscheinung ist, so muss auch die an die Volumsvermehrung dieses Lappens eng sich anschließende, vikariirende Reduktion des rechten Seitenlappens eine solche sein.

Schwieriger sind die mannigfaltigen Befunde in der Umgebung der Gallenblase und am *Processus papillaris* des Hohlvenenlappens zu beurtheilen. Man wird darauf hingewiesen den Vergleich der Prosimierleber mit dem Organe niederer Säugethiere anzustellen.

Die Untersuchungen holländischer Forscher über das Genus *Stenops* erstrecken sich auch auf die Leber von *Nycticebus*. Die Berichte lassen sich mit unseren Befunden in Übereinstimmung bringen. SCHROEDER VAN DER KOLK<sup>1</sup> (1841) schildert die Oberfläche der Leber von *Nyctic. javan.* als stumpf, die Unterfläche als sehr ausgehöhlt. Er fand am Vorderrande zwei Einschnitte und nahm dem entsprechend den Bestand von drei Lappen an. Genauere Angaben fehlen. Da der Vorderrand an mehr als an zwei Stellen eingekerbt sein kann, so lässt die Werthigkeit der drei Lappen sich nicht bestimmen. Der »*Lobus caudatus*« (*Spigelii*) fiel durch die

---

<sup>1</sup> J. L. C. SCHROEDER VAN DER KOLK, *Bijdrage tot de anatomie van den Stenops Kiekang (Nycticebus javanicus)*. Tijdschrift voor Nat. Gesch. en Phys. VIII<sup>ste</sup> deel. Leiden 1841.



Längenausdehnung auf. Die Gallenblase kam über den Vorderrand hinaus zum Vorschein. Da von einem Lobus quadratus die Rede ist, so darf angenommen werden, dass der eine der genannten Einschnitte am Vorderrande der Incisura venae umbilicalis entsprach.

W. VROLIK (1843)<sup>1</sup> lässt die Leber von *Nycticebus* (*javanicus* und *tardigradus*) aus zwei Lappen bestehen, welche nur durch eine kleine Substanzbrücke vereinigt sind. Da der linke der beiden Lappen ungetheilt ist, der rechte aber in drei Abschnitte zerfällt, so wird der erstere einem linken Seitenlappen entsprechen, der letztere aber den Stamm- und den rechten Seitenlappen umfasst haben. Die Gallenblase war nicht allseitig vom Leberparenchym umgeben. Sie wurde bei *Stenops gracilis* durch CUVIER und KUHLE (Beiträge, 2. Abth., pag. 38), bei *Nycticebus* durch SCHROEDER VAN DER KOLK in die Leber völlig eingebettet gefunden. Der linke Seitenlappen besaß, wie die Abbildung bei VROLIK erkennen lässt, dorsal ein mediales, abgeschnürtes Lappchen, welches dem auch durch mich bei *Nycticebus javanicus* wahrgenommenen Gebilde entsprechen dürfte. Ich vermisste am Stammlappen eine deutliche Hauptlängsfurche (*Fossa venae umbilicalis*). Der rechte Abschnitt des Stammlappens besitzt einen von links über die Gallenblase ausgedehnten Flügel. Ein von rechts her die Unterfläche der Gallenblase bedeckender Flügellappen schien zu fehlen. Der rechte Seitenlappen, sowie der Lobus descendens werden aus ihrer Lage auf der Abbildung erkennbar.

SCHROEDER VAN DER KOLK's und VROLIK's<sup>2</sup> Untersuchungen aus dem Jahre 1851 förderten unseren Gegenstand kaum. Es wurde festgestellt, dass die Leber regelmäßig in zwei Lappen getheilt war, von denen der linke ungetheilt blieb, indessen der rechte in drei oder vier Lappen zerfiel. Der Lobus Spigelii war diesem verbunden. Die Gallenblase wurde im Zustande der freien Anlagerung und der tieferen Einbettung in die Leber angetroffen. Die Zerklüftung des rechten Lappens in vier Abschnitte dürfte sich aus der Umwachsung der Gallenblase und der daraus sich ableitenden Existenz eines Flügellappens erklären.

<sup>1</sup> W. VROLIK, Recherches d'anatomie comparée sur le genre *Stenops* d'Illiger. Nieuwe Verhandelingen der eerste Klasse van het Koninklijk-Nederlandsche Instituut van Wetenschappen. Letterkunde en schoone kunsten te Amsterdam. X. D. 2. stuck. 1843.

<sup>2</sup> J. L. C. SCHROEDER VAN DER KOLK et W. VROLIK, Recherches d'anatomie comparée sur le genre *Stenops* d'Illiger. Bijdragen tot de Dierkunde. uitgegeven door het Genootschap »Natura Artis Magistra.« 1. Deel. Amsterdam 1851. 2<sup>e</sup> aflevering.

Eine Beschreibung der Leber von *Peridicticus Potto* hat F. A. W. VAN CAMPEN 1859 gegeben<sup>1</sup>. Das Organ erfüllte das rechte Hypochondrium und dehnte sich von diesem weit nach links hin aus. Es bedeckte von oben her den Magen. Sein Querdurchmesser stimmte bei zwei Exemplaren mit dem dorso-ventralen Durchmesser an Länge überein. Die Leber zerfiel durch einen bis zur Pforte ziehenden Einschnitt in einen rechten und in einen linken Lappen. Der eirunde linke Lappen war ungetheilt; er entsprach demnach einem linken Seitenlappen. Der rechte Lappen war nach v. CAMPEN's Beschreibung durch einen tiefen Einschnitt in einen größeren Vorderlappen und in einen kleineren Hinterlappen gespalten. Ersterer entspricht wohl einem Stamm-, letzterer einem rechten Seitenlappen. Der Vorderlappen ließ dann auch eine *Incisura venae umbilicalis* erkennen, in deren Grunde das *Ligam. suspensorium*, sowie das *Ligam. hepato-umbil.* angeheftet waren. Der »*Lob. caudatus*« wurde in einigen unansehnlichen Anhängen des rechten Seitenlappens gefunden.

### 3. *Stenops gracilis*.

H. REX hat die Leber von *Stenops gracilis* untersucht und den Hohlvenenlappen (den rechten, unteren Lappen, REX) deutlich von den übrigen abgetrennt angetroffen. Eine Vereinigung der übrigen Lappen besteht im Dorsalgebiete.

Die Versorgung des herabragenden *Lobus venae cavae* durch zwei Äste der Pfortader (REX, Fig. 32 und pag. 556) ist in so fern von Bedeutung, als sie den Beleg für die Unhaltbarkeit der Annahme bildet, dass die Lappung vom Portalbaume in strenger Abhängigkeit sich befinde, da für zwei Pfortaderäste auch zwei Lappen bestehen sollten.

Die Vertheilung der Pfortader zu den einzelnen Lappen ist folgende (s. Fig. 12):

1) Der rechte Hauptast spaltet sich in:

- a) den *Ram. cysticus* für den rechten Stammlappen rechts von der Gallenblase,
- b) den *Ram. arcuatus*, für den rechten Seitenlappen,
- c) den *Ram. descendens* (zwei Äste für den *Lobus venae cavae*).

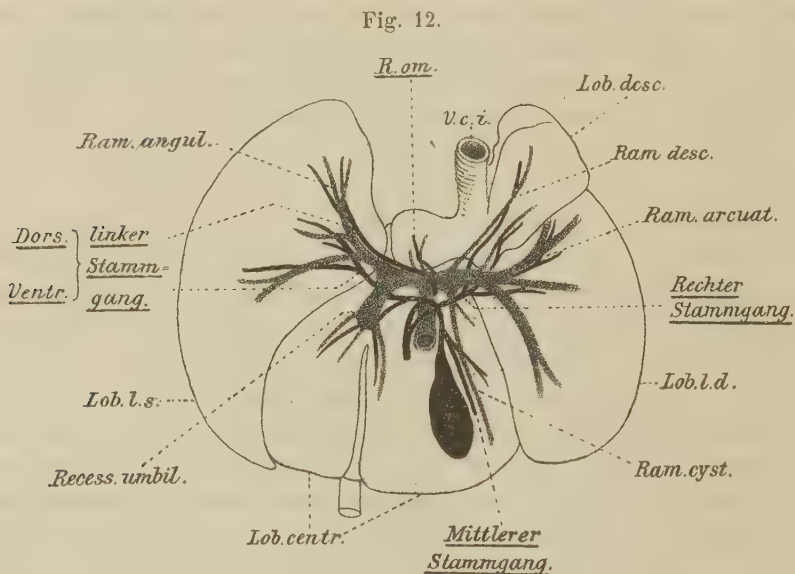
<sup>1</sup> Ontleedkundig onderzoek van den *Potto* van BOSMAN. Amsterdam 1859. pag. 49, 52, 53. Verhandl. der Kon. Akad. van Wetenschappen. Afdeling. Naturk. D. VII.

## 2) Der linke Hauptast giebt ab:

- a) einen kleinen Ram. omentalis zum Processus papillaris,
- b) den Ram. umbilicalis für den linken Centrallappen sowie für den linken Abschnitt des rechten Centrallappens,
- c) den Ramus angularis für den linken Seitenlappen.

Auch die Verzweigungen der Gallenwege sind bis zu den Lappen des Organs hin bestimmt worden (REX, pag. 561). Sie sind auf der Fig. 12 als dunkle Stränge erkennbar.

1) Ein rechter Stammgang sammelt die Gallenwege vom Lobus venae cavae und Lob. later. dexter. Beide Lappen zeigen dadurch eine nähere Beziehung zu einander.



Leber von *Stenops gracilis*, von der Intestinalfläche aus gesehen. Die Verzweigungen der Pfortader sind durch hellere, diejenigen der Gallengänge durch dunklere Stränge zur Darstellung gebracht. (Vgl. Fig. 32 bei H. REX.)

2) Ein mittlerer Stammgang kommt vom Lob. centralis dexter rechts von der Gallenblase. Der Ductus cysticus senkt sich in ihn ein (vgl. Fig. 3, 2).

3) Von links her gelangen zwei linke Stammgänge zum gemeinsamen Ductus hepaticus. Beide Stammgänge lagern über den sie begleitenden Pfortaderästen; sie sind also epiportal gelagert.

- a) Ein ventral gelegener linker Stammgang sammelt die Galle vom:

- 1) rechten Centrallappen, links von der Gallenblase,
  - 2) linken Centrallappen,
  - 3) linken Seitenlappen.
- b) Ein dorsaler, linker Stammgang sammelt die Galle vom:
- 1) Lobus papillaris sowie vom
  - 2) Lobus lateralis sinister.

Der linke Seitenlappen besitzt demnach zwei Ausführgänge, welche parallel verlaufen und selbständig als ventraler und dorsaler Stammgang in den Ductus hepaticus sich einsenken. Dies Verhalten lehrt die Unabhängigkeit der Lappenbildung von der Ausbildung größerer Gallenwege.

Der ventrale Stammgang kommt nach REX (l. c. pag. 561) allen Säugethieren zu. Die Doppelanlage von ventralem und dorsalem Stammgange ist nur bei Stenops und bei Putorius vulg. in typischer Ausbildung angetroffen worden.

Die aus den Leberlappen sich sammelnden großen Gallengänge lagern sich den Stämmen der Pfortader an. Rechtsseitig besteht eine übereinstimmende gegenseitige Anordnung. Links wird eine solche gestört, in so fern ein doppelter Gallengangstamm dem unpaarigen linken Pfortaderaste folgt. Es besteht also auch keine strenge Wechselbeziehung zwischen Anordnung der großen Pfortader- und Gallengangstämme. Eine solche war auch zwischen letzteren und den scharf abgegrenzten Lappen der Leber nicht nachzuweisen.

Der Ductus hepaticus liegt wie bei anderen Säugethieren links vom Ramus cysticus der Pfortader.

Die Gallenblase senkt sich mittels des Ductus cysticus ventralwärts von der Leberpforte in den mittleren Stammgang ein. Die Einmündungsstelle darf als Ort der Entstehung der Gallenblase gelten. Da die drei anderen Stammgänge erst später in den gemeinsamen Ductus hepaticus sich einsenken, so fehlt ein Ductus choledochus, welcher beim Menschen durch das Einsenken des Duct. cysticus in den D. hepatic. comm. zu Stande kommt.

Die Gallenblase ist der unteren Fläche des rechten Centrallappens eingelagert. Sie stellt die direkte Fortsetzung des Ductus hepaticus dar. Die Einmündung in den mittleren Stammgang ward durch REX auch bei Nagern, Insektenfressern, Raubthieren und Paarzechern gefunden.



#### 4. *Chiromys madagascariensis*.

Eine in ihren Formen gut erhaltene Leber besitzt den Stammlappen, die ihm seitlich angefügten Seitenlappen und den Hohlvenenlappen. Sie stimmt also mit den Organen von *Nycticebus* und *Peridicticus* im Wesentlichen überein. Die Anordnung der Hauptabschnitte so wie deren Beziehungen zur Gesamtform der Leber unterscheiden sich von den Einrichtungen jener niedriger stehenden Prosimier.

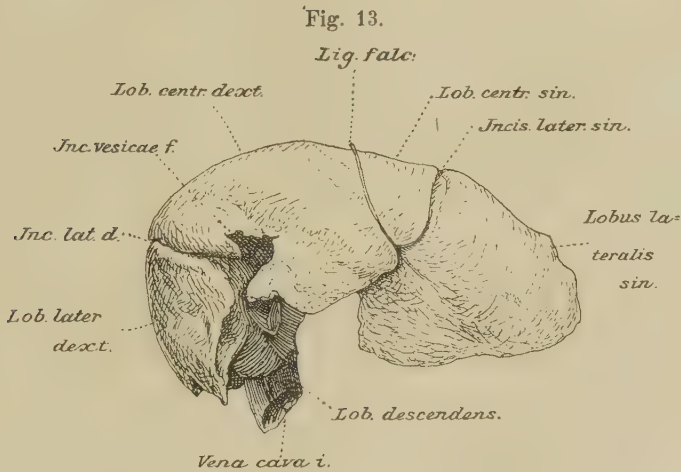
An der Leber von *Chiromys* fallen zunächst die Breitenzunahme und die geringe Höhenentwicklung auf. Die Dorsalfläche hat an Höhenausdehnung am meisten eingebüßt. Die Veränderung hat links nicht gleichen Schritt gehalten mit derjenigen rechts. Die linke Hälfte ist der rechten vorausgeeilt. In diesem Verhalten machen sich Anklänge an die Befunde bei höheren Primaten bemerkbar. Das Gesamtorgan hat die ursprüngliche Form verloren. Die einzelnen Abschnitte lassen Fortbildungen in gleichem Sinne zu Tage treten.

Die größte Breite bemisst etwa 6,5 cm; die Höhenausdehnung erreicht nicht mehr als 4,5 cm. Die Zunahme des Organs in querer Richtung kommt nicht allein durch diese Masse, sondern auch durch das beinahe transversal gestellte Ligam. coronarium hepatis deutlichst zum Ausdrucke. Die weniger steil gestellten, großen lateralen Einschnitte zwischen Stamm- und Seitenlappen sind ebenfalls auf die Breitenzunahme des Organs zurückzuführen (Fig. 13). Rechter und linker Schenkel des Lig. coronarium stehen bei *Nycticebus* beinahe senkrecht; sie haben sich bei *Chiromys* seitwärts aufgerichtet und eine quere Stellung angenommen, was nur durch das Auswachsen der Leberlappen in lateraler Richtung hat ausgelöst werden können. Dabei besteht der rechte Schenkel des Lig. coronarium weiter als Doppelblatt, so dass der rechte Seitenlappen mit dem Zwerchfelle nicht enger verlöthet ist (vgl. auch E. ZUCKERKANDL 1899).

Die Betrachtung der Dorsalfläche führt die Differenzen zwischen linker und rechter Hälfte vor Augen. Die Fläche erreicht rechts durch den Hohlvenenlappen die Höhe von 2,5 cm, durch den Seitenlappen die von 3,2 cm. Letzterer reicht lateral noch tiefer herab und giebt der Leber hier ihre größte Höhenausdehnung von 4,5 cm. Der linke Seitenlappen, bei *Nycticebus* mit der rechten Leberhälfte beinahe symmetrisch, erreicht bei *Chiromys* eine dorsale Wandhöhe von nur einem Centimeter, ist also in sehr auffallendem Grade dorsal abgeplattet. Die Volumsabnahme ist lateral und ventral am linken

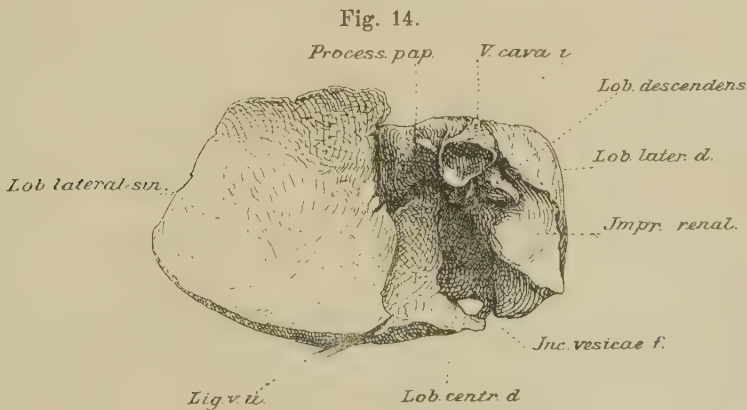
Seitenlappen nicht so hochgradig. Der Lappen gleicht einer flachen Schale, deren Wandung dorsal am dünnsten ist.

1) Der Stammlappen (Fig. 13) nimmt die Höhe der kuppelförmigen Leber ein. Sein linker Abschnitt ist klein und hält sich



Leber von *Chiromys madagascariensis*, von der Ventralfläche aus gesehen.  $\frac{1}{1}$ .

längs des Lig. falciforme an den höchsten Punkten der Oberfläche. Eine Incisura<sup>1</sup> und eine Fossa venae umbilicalis trennen ihn vom stattlichen rechten Stammlappenabschnitt (Fig. 14). Dieser dehnt sich



Leber von *Chiromys madagascariensis*, von der Intestinalfläche aus gesehen.  $\frac{1}{1}$ .

<sup>1</sup> Eine tiefe Incisura umbilicalis ist von E. ZUCKERKANDL gesehen worden.

vom Lig. falciforme 3 cm nach rechts hin aus. Der linke Stammlappenabschnitt ist nur 1,5 cm breit. Die Venae hepaticae sind vor ihrer Einmündung in die Vena cava inf. in den Stammlappen eingelassen. Der ventrale Rand des linken Stammlappens ist kurz und abgerundet; er ist durch den linken Seitenlappen von der Antheilnahme am ventralen Leberrande abgedrängt (Fig. 13). Dieser Zustand entspricht etwa demjenigen bei *Nycticebus* auf Fig. 8. Der ventrale Rand des rechten Stammlappens hingegen ist beinahe 3 cm lang und durch den hier zu Tage tretenden Grund der Gallenblase unregelmäßig eingekerbt; er bildet rechts den Vorderrand der Leber, wird aber links von demselben durch den linken Seitenlappen abgedrängt.

Der Unterfläche des linken Stammlappens liegt der linke Seitenlappen an, so dass ersterer auf der Fig. 14 nicht sichtbar ist. Eben so ist der rechte Stammlappen in der Nachbarschaft der Hauptlängsfurche durch den linken Seitenlappen bedeckt. Aus der rechten, vorderen Ecke der Fossa transversa erstreckt sich ventralwärts der Ductus cysticus (Fig. 14). Er ist in die Leber eingelassen. Die nahezu sphärisch gestaltete Gallenblase fügt sich in ventraler Richtung an; sie ist tief in die Leber eingefügt. Ihr Fundus erreicht die Vorderfläche der Leber und erzeugt am Vorderrande die ausgezackte Incisura vesicae felleae. Die Gallenblasengrube ist bis zur Incisur von links her von einem starken Wulste des rechten Stammlappens überragt. Derselbe entspricht dem bei *Nycticebus* und *Peridicticus* wahrgenommenen linken Flügelläppchen. Auch ein rechter flügel förmiger Fortsatz umgreift die Incisura vesicae felleae von unten her (Fig. 13). Der frei liegenden rechten Hälfte der Unterfläche schließt sich ein schmaler, dreieckiger Flächenrest an, welcher dem rechten Seitenlappen eine Kontaktfläche darbietet. Zwischen beiden Lappen befindet sich ein verengter Raum. Der Pylorustheil des Magens schiebt sich in ihn ein.

2) Der dem Stammlappen angegliederte Lobus venae cavae erscheint von geringer Ausdehnung. Die Hohlvene durchsetzt ihn. Ein papillarer Fortsatz fehlt als selbständigeres Gebilde, ist aber als sagittal gestellte Leiste rechts von der Fossa ductus venosi angedeutet (Fig. 14). E. ZUCKERKANDL hat ein gelapptes Gebilde bei *Chiromys* ebenfalls nicht auffinden können<sup>1</sup>. Der von der Cava inferior durchsetzte

<sup>1</sup> ZUCKERKANDL hält einen von PETERS abgebildeten spitzen Fortsatz des rechten Seitenlappens für einen Lobus pyramidalis, welcher einem Lobus pa-

Stammtheil grenzt an das Lig. hepato-gastricum an, begrenzt dorsal die Fossa transversa. Dieser Abschnitt lässt sich von einem anderen unterscheiden, welcher ventralwärts von der Hohlvene sich zu einem selbständigeren Lappchen entwickelt hat. Die Ausdehnung desselben vollzog sich nach rechts, wobei die Unterfläche des rechten Seitenlappens ihm Anschluss gewährte. Den freien Rand des letzteren erreicht es nicht. Das Lappchen läuft rechts scharf zugespitzt aus und gleicht einer dreiseitigen Pyramide. Ein scharfer, caudalwärts gerichteter, frei gelegener Kamm trennt eine Vorder- von einer Hinterfläche ab. Diese ergänzen die am rechten Seitenlappen je für die Aufnahme der rechten Niere und des Duodenum bestimmten Flächen. Die dritte Fläche des Lappchens dient zum Kontakte mit dem rechten Seitenlappen.

Der Hohlvenenlappen war ursprünglich rings um die Vene und dorsal von ihr ansehnlich entfaltet. Wir dürfen daher den freien, ventro-lateral ausgebildeten Fortsatz nur als einen, durch hochgradige Verlagerung zu Stande gekommenen, selbständigeren Abschnitt betrachten. Er hat sich von der Hohlvene entfernt und befreit. Die Leber von *Chiromys* stimmt im Besitze dieses schwanzförmigen Anhangs am Hohlvenenlappen mit derjenigen des erwachsenen *Peridicticus Potto* überein. Bei diesem war der Zustand noch viel ausgeprägter. Bei *Chiromys* betrug die von der Cava durchsetzte Strecke 2,5 cm, der freie Fortsatz 1,2 cm. Der selbständigere Lappen ist der Form nach ein *Lobus caudatus* und als ein für die Leber neu hinzugekommenes Glied des *Lobus venae cavae* zu beurtheilen, wie dies für den *Lob. caudatus* von *Peridicticus Potto* ausgeführt worden ist. Ein solcher *Lobus caudatus* pflegt bei den *Platyrrhinen* und *Catarrhinen* dem Hohlvenenlappen ein besonderes Gepräge zu verleihen; er bleibt aber doch nur ein rechts verschobenes Anhangsgebilde des *Lobus venae cavae*. Er wird an der menschlichen Leber als ein *Proc. caudat.* des *Lobus Spigelii* angetroffen. Diese Beziehungen des *Lob. caud.* zu dem Hohlvenenlappen sind

*pillaris* entsprechen würde. Der Autor nimmt in Folge dessen an, dass bei *Chiromys* ein *Lobus pyramidalis* fehlen oder vorhanden sein kann. Ich bin der Überzeugung, dass jener spitze Fortsatz des rechten Flügellappens kein *Lobus papillaris* (*omentalis* s. *pyramidalis*) ist, und dass ZUCKERKANDL's Folgerung nicht richtig ist. Die Lage des spitzen Fortsatzes zur Fossa transversa und zum dargestellten *Ductus choledochus* spricht gegen ZUCKERKANDL's Deutung. Die Stelle, an welcher ein *Processus papillaris* sich befinden sollte, ist ganz genau auf PETERS' Figur angegeben; sie fällt etwa 3 cm nach links vom spitzen Fortsatze.



die gleichen wie diejenigen eines oft auftretenden mächtigeren Lobus papillaris zu letzterem. Wenn auch nichts gegen die Benennung des nach rechts verschobenen Gebildes als eines Proc. caudatus oder gar als eines Lobus caud. eingewendet werden kann, so ist es doch völlig unstatthaft, den Lobus venae cavae mit dem Lob. caudatus, einem Abschnitte desselben, zu identificiren.

3) Der rechte Seitenlappen ist vom Stammlappen durch einen wagerechten Einschnitt abgegliedert. Sein dorso-ventraler Durchmesser ist doppelt so groß wie sein querer. Seine Höhenausdehnung hält die Mitte zwischen den beiden vorigen. Der Lappen fällt vom Stammtheile steil ab (Fig. 13). An seiner intestinalen Unterflache sind drei Abschnitte zu unterscheiden, welche durch scharfe Kanten von einander getrennt sind (Fig. 14). Eine Fläche steht senkrecht zur Unterfläche des Stammlappens; sie bildet mit dieser eine Nische. Eine sagittale Leiste trennt die Fläche von einer abwärts schauenden, welche durch eine nach rechts und ventral gerichtete Leiste wiederum in ein ventrales kleineres und in ein dorsales größeres Feld getrennt ist. Dem letzteren Felde ist der Lobus caudatus angelagert. Rechte Niere, Duodenum, Dünndarmschlingen und Colon lagern sich den scharf umschriebenen Flächen an.

4) Der linke Seitenlappen besitzt seine Hauptmasse ventral und lateral. Die leicht gehöhlte Unterfläche nimmt mehr als die Hälfte derjenigen der ganzen Leber ein; sie ist rechts durch einen sagittalen, wellig gebogenen Rand begrenzt, welcher hinter der Fossa transversa an das Lig. hepato-gastricum anschließt. Vor der Pforte bedeckt der Randtheil die Fossa venae umbilicalis (Figg. 13 und 14) und lagert selbst dem rechten Stammlappen auf. Dadurch wird dessen Vorderrand eine Strecke weit vom Vorderrande des ganzen Organs ausgeschlossen. Der linke Seitenlappen greift also auch hier, wie wir es bei *Nycticebus* und *Peridicticus* antrafen, über sein natürliches Gebiet hinaus.

Vor den aus der Pforte in den linken Seitenlappen eintretenden Gefäßen ist die Abgliederung eines kleinen Läppchens angedeutet (Proc. pyramidalis). Außer einer leichten Einschnürung am dorsalen Rande des Lappens sind keine Besonderheiten zu erwähnen. Der konkaven Unterfläche fügte sich der Magen ein. Die Impressio gastrica führt dorsal- und medianwärts zu einer ganz schwach angedeuteten Impressio oesophagea, welche in sehr hohem Grade von der Incisura oesophagea von *Nycticebus* sich unterscheidet. Mit der Breitenausdehnung des Gesamttorgans, mit der Höhenabnahme des

Hohlvenen- und des linken Seitenlappens verwischte sich der ursprüngliche markante Ausschnitt, in dessen Grund der Ösophagus eingebettet war.

Ein Vergleich der Leber von *Nycticebus* mit derjenigen von *Chiromys* lehrt, dass die letztere vom einfachen Verhalten sich in mancher Hinsicht entfernt hat. Die Breitenzunahme auf Kosten der Höhe gehört hierher; sie ist eine Eigenthümlichkeit der Affen. Der Querverlauf des Lig. coronarium, die wagerecht gestellten Einschnitte zwischen Seiten- und Stammlappen, sowie die nur noch schwach ausgeprägte *Impressio oesophagea* sind als Folgezustände der veränderten Leberform zu verstehen. Der linke Seitenlappen von *Chiromys* ist hauptsächlich ventro-lateralwärts entfaltet; sein Dorsalabschnitt ist im Volum zurückgegangen. Der Hohlvenenlappen ist erheblich verkürzt und liegt im Niveau des rechten Seitenlappens. Statt dessen aber ist vor der Cava inferior ein Lobus caudatus in die Erscheinung getreten, welcher im primitiven Zustande bei *Nycticebus* vermisst, bei *Peridicticus* aber im weiter fortgebildeten Verhalten angetroffen ward. Am Lobus caudatus stellt sich dorsal ein auch auf den rechten Seitenlappen ausgedehnter Bezirk ein, welcher zur Aufnahme der rechten Niere bestimmt ist. Dieser bewahrt also die Lagebeziehung zum Hohlvenenlappen, selbst nachdem derselbe Lage und Form verändert hat.

Eine Eigenartigkeit an der *Chiromys*-Leber zeigt sich in der tiefen Höhlung zwischen rechtem Stamm- und rechtem Seitenlappen. Beide Lappen büßten an Berührungsflächen mit einander ein. In die Höhlung sind Pylorus und Duodenum eingelassen. Letzteres verlässt sie in dorsaler Richtung.

Die *Incisura oesophagea*, durch die senkrecht abfallenden Schenkel des Hohlvenen- und des linken Seitenlappens im ursprünglichen Auftreten scharf begrenzt, wird bei *Chiromys* vermisst. Sie ist ersetzt durch einen seichten Eindruck am Dorsalrande des linken Seitenlappens, ersetzt durch eine *Impressio oesophagea*. Die Umwandlung des tiefen Einschnittes in einen seichten Eindruck bringt als Folgeerscheinung, wie ich meine, am schärfsten die eingreifenden Veränderungen der betreffenden Leberlappen zum Ausdrucke.

Litteratur. OWEN's Angaben über die Leber von *Chiromys* sind ganz unzureichend<sup>1</sup>. W. PETERS hebt in Beschreibung und

<sup>1</sup> OWEN, R., Monograph on the Aye-Aye *Chiromys madagascariensis* Cuvier). London 1863.

Abbildung einige Hauptpunkte hervor<sup>1</sup>. Er unterscheidet einen Mittel- und je einen diesem zur Seite angefügten rechten und linken Lappen. Der rechte Lappen ist mit einem Lobus Spigelii und einem unteren, spitzen Fortsatze versehen; der linke ist von halbmond-förmiger Gestalt und an dem rechten scharfen Rande seiner Unterfläche mit zwei nach rechts gewendeten Fortsätzen versehen. Aus der leidlich guten Abbildung entnehme ich die Anwesenheit eines Stamm- und zweier Seitenlappen in einer sehr ähnlichen Anordnung wie an unserem Exemplare. Von den beiden Fortsätzen des linken Seitenlappens kann der eine als Proc. pyramidalis, der andere als ein die Impressio oesophagea begrenzender Abschnitt gedeutet werden. Am Vorderrande des »Lobus quadratus« besteht ein kleiner Einschnitt. Ein linker Flügellappen der Gallenblase ist angedeutet. Der rechte Seitenlappen läuft lateral in einen spitzen Fortsatz aus. Am Lobus venae cavae ist Genaueres nicht erkennbar.

E. ZUCKERKANDL (1899) fand die Leber von *Chiromys* in vier Lappen zerlegt; er bezeichnet sie als rechten, linken Lappen, als Lobus intermedius und als Lobus Spigelii<sup>2</sup>. Der Lob. intermedius entspricht zweifellos unserem Stammlappen; der rechte und linke Lappen entsprechen den beiden Seitenlappen. Der Lobus Spigelii dürfte dem Lobus venae cavae gleichwerthig sein. Die Verbindungsbrücke zwischen ihm und dem rechten Seitenlappen wird als Processus caudatus bezeichnet. Über diesen sowie über die Berechtigung der Beziehung fehlt das Genauere. Ein Proc. caudatus und ein Tuberculum caudatum an der Leber der Primaten erweisen sich als etwas Anderes als die von ZUCKERKANDL an der Leber der Prosimier so bezeichneten Gebilde. ZUCKERKANDL's Deutung eines spitzen Fortsatzes am rechten Seitenlappen, welcher auf Tafel III der PETERS'schen Abhandlung zu sehen ist, muss als Versehen bezeichnet werden (siehe oben). Die Verwendung der Termini bei der Bezeichnung einiger Abschnitte der *Chiromys*-Leber ist eine nicht günstige. So soll ein Proc. caudatus den Lobus Spigelii mit dem rechten Lappen (d. i. dem rechten Seitenlappen) vereinigen; während dort der Proc. caudatus der menschlichen Leber die Fossa transversa dorsal begrenzt und ventral von der Vena cava inferior angetroffen wird. Der

<sup>1</sup> PETERS, WILHELM, Über die Säugethiergattung *Chiromys* (Aye-Aye). Abhandlungen der Königl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1865.

<sup>2</sup> E. ZUCKERKANDL, Zur Anatomie von *Chiromys madagascariensis*. Denkschriften der mathem.-naturwiss. Klasse der kaiserl. Akademie der Wissenschaften. Bd. LXVIII. Wien 1899.

einem solchen Proc. caudatus entsprechende Abschnitt ist aber bei *Chiromys* noch deutlich ein Abschnitt des Lobus venae cavae oder Lobus Spigelii. Eben so wenig glücklich ist es, wenn ZUCKERKANDL im Tuberc. caudatum den Lobus pyramidalis mit dem Lobus caudatus bei Lemur in Verbindung setzt. Wo ein Lob. pyramid. s. papillaris besteht, da ist derselbe ein ganz direkter Auswuchs des Lobus Spigelii s. venae cavae, so dass ein Tuberc. caudatum nicht erst als Verbindungsstück aufgeführt zu werden braucht. Für uns bedeutet ein Tuberculum caudatum denjenigen Zustand, in welchem ein Lobus s. Processus caudatus seine Freiheit als Lappen eingebüßt hat und nur noch als ein mit der Nachbarschaft verwachsener Höcker nachweisbar ist.

### 5. Lemur.

Die Lappung der Leber von Lemur mongoz stimmt mit derjenigen von *L. nigrifrons* überein; sie unterscheidet sich im Wesentlichen auch nicht von den Verhältnissen anderer Halbaffen.

Die großen Leberlappen von Lemur sind, wie ich finde, an vielen Stellen in zahlreiche kleinere Läppchen zerklüftet und lassen hierin Eigenthümlichkeiten zu Tage treten. Die Anordnung dieser kleinen Abschnitte ist aber einer so großen Unregelmäßigkeit unterworfen, dass sie nichts Typisches mehr verräth.

#### Lemur mongoz.

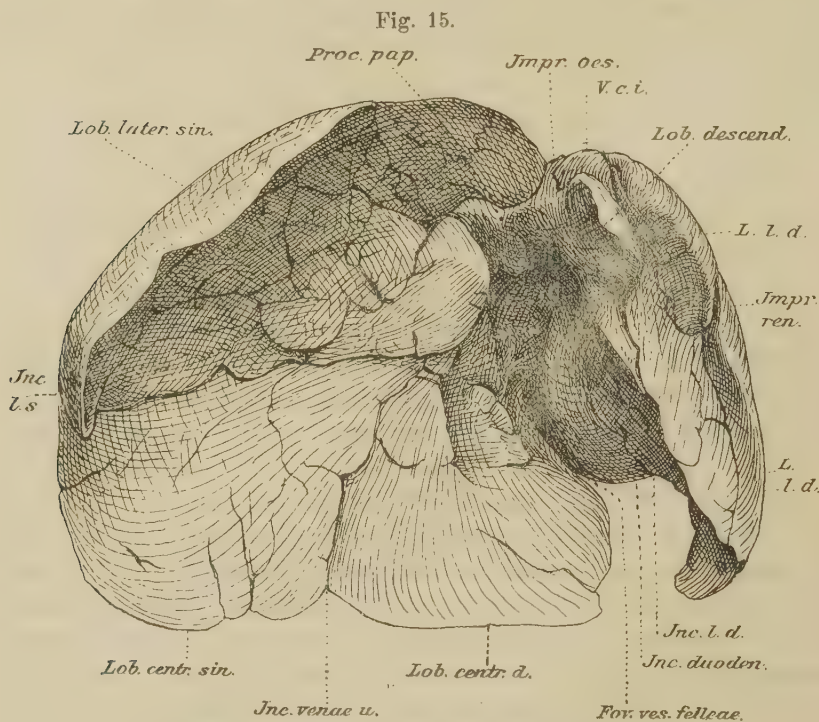
Die Leber ist breit und auch in dorso-ventraler Richtung stark entfaltet. Die Höhenausdehnung ist überall gering. An der Oberfläche gleichmäßig gewölbt, an der Unterfläche leicht ausgehöhlt (Fig. 15), gleicht das Organ einer flachen Schale. Der Querdurchmesser beträgt 12, die dorso-ventrale Länge 9,5 cm. Die größte Höhe von 4—5 cm fällt auf den rechten Seitenlappen, dessen laterale Ecke in caudaler Richtung erheblich sich verlängert. Der Lobus venae cavae erreicht durch das freie Ende eines schlanken Fortsatzes einen noch tieferen Stand. Der Leberrand ist allenthalben dünn.

Das Lig. falciforme, median gestellt, zieht von der Incisura venae umbilicalis zur Ausmündungsstelle der linken Lebervene. Die Hauptlängsfurche ist im Ventraltheile durch Verschmelzung beider Stammlappenabschnitte größtentheils verwischt; sie ist nur gegen die Incisura umbilicalis hin offen geblieben. Der Dorsalabschnitt, die Fossa ductus venosi, ist wegen der Anheftung des Lig. hepato-



gastricum an seinem Grunde wegsam geblieben. Die Grenzlinie zwischen beiden Stammlappen, in welcher diese verschmolzen sind, ist noch deutlich erkennbar. Die Abbildung zeigt diese Linie, welche fälschlich als Furche gedeutet werden kann.

1) Stammlappen. Seine beiden Abschnitte sind dorsal durch die tiefe Impressio oesophagea von einander gesondert, an der Unterflache durch die Fossa ductus venosi. Zwischen Pforte und der Incisura umbilicalis erhielt sich die Grenzlinie der überbrückten



Leber von Lemur mongoz, von der Intestinalfläche aus gesehen.  $\frac{1}{2}$ .

Fossa venae umbilicalis. Beide Seitenlappen sind vom Stammlappen durch nahezu horizontal gestellte, tiefe Einschnitte abgesetzt. Der Stammlappen nimmt bei einer Breite von 8 cm den ventralen und den oberen Abschnitt des Organs in Anspruch. Seine linke Hälfte ist voluminöser als die rechte; sie dehnt sich auch lateralwärts weiter aus. Die Abgliederung des linken Seitenlappens vom Stammlappen erstreckt sich dorsalwärts bis zur Stelle, an welcher die Lebervene den Seitenlappen verlässt. Die Selbständigkeit des letzteren ist

daher eine sehr erhebliche. Der rechte Seitenlappen bleibt hingegen mit dem Stammlappen durch eine 3 cm breite Brücke verbunden, so dass die *Incisura interlobularis dextra* nur eine geringe Ausdehnung zeigt.

a) Die *Incisura venae umbilicalis* des durch den Stammlappen gebildeten Vorderrandes schneidet etwa 3 cm tief in das Organ ein.

b) *Fossa vesicae felleae*. Die Gallenblase ist der Intestinalfläche des rechten Stammlappens nur lose angefügt. Sie grenzt gemeinsam mit der Hauptlängsfurche einen in viele kleine Läppchen zerlegten »*Lobus quadratus*« ab. Die Gallenblase geht rechts von der *Fossa transversa* aus; sie schiebt sich ventralwärts in einer Längsgrube frei vor, ohne den Vorderrand der Leber zu erreichen. Der Blasengrund ist vorwärts gegen einen breiten, etwa 3 cm in die Leber eingreifenden Einschnitt gerichtet, füllt diesen aber nur theilweise aus. Letzterer entspricht nur der Lage nach einer *Incisura vesicae felleae*; er dürfte trotz der Kleinheit der Gallenblase durch diese in der ersten Anlage bedingt gewesen sein.

Der linke Stammlappen zeigt an seiner Unterfläche vielfache Zerklüftungen. Zwei kleinere Läppchen schieben sich ventralwärts in die *Incisura umbilicalis* ein und betheiligen sich an der Bildung des vorderen Leberrandes. Der linke Stammlappen ist flach, hauptsächlich nach vorn und links entfaltet. In der Nähe der *Incisura venae umbilicalis* greifen drei Furchen vom Vorderrande aus auf die obere Fläche über. Einer einzelnen Furche kommt solches Verhalten am linken Abschnitte des Lappens zu.

2) Hohlvenen-Lappen (*Lobus venae cavae*). Seine Basis begrenzt die *Fossa transversa* dorsal. Seiner Dorsalfläche liegt die Speiseröhre an. Die rechte Wandfläche der *Impressio oesophagea* wird vom Lappen gebildet. Der rechte Seitenlappen ist von ihm völlig abgegliedert. Ein dorsaler, abwärts gerichteter, freier Fortsatz, zungenförmig, erstreckt sich etwa 2,3 cm unter das Niveau des rechten Seitenlappens. Dem scharfen Dorsalrande dieses Läppchens liegt die *Cava inferior* caudalwärts frei an. Die Vene durchsetzt den Lappen in cranialer Richtung bis zur Einmündungsstelle der Lebervenen in sie. Durch diesen wichtigen Thatbestand erweist sich der Lappen als ein ganz primitiver *Lobus venae cavae*. Seine größte Ausdehnung misst 6 cm.

Die Länge, die dorsale Lagerung sowie die Durchsetzung durch die Hohlvene sind Reste ursprünglicher Einrichtungen. Während die

Dorsalwand der anderen Lappen an Höhe erhebliche Einbuße erlitt, hatte der »Lobus descendens« durch die bewährten innigen Beziehungen zur Vena cava inferior die Ausdehnung in caudaler Richtung beibehalten. Er besteht als ein schmaler Fortsatz längs der Ventralwandung der Cava inferior. Trotz seiner Länge ist er verhältnismäßig unansehnlich, was mit der Zunahme der Leber an Breite auf Kosten der Höhe zusammenhängt. Das ganze Organ ist in seiner Gestalt hochgradig abgeändert. Auf diese Weise springt der Gegensatz zwischen dem Primitiven am Lobus venae cavae und dem Veränderten an den übrigen Theilen um so schärfer ins Auge.

Der Lobus venae cavae trieb vom linken Wurzelabschnitte einen warzenförmigen Fortsatz, die Andeutung eines Processus s. Lobus papillaris. Derselbe befindet sich in der Nähe der Hauptlängsfurche.

3) Rechter Seitenlappen. Die Abgliederung vom Stammlappen ist unvollständig. Die Ausbreitung liegt hauptsächlich lateral- und dorsalwärts. Der vordere Randtheil begrenzt mit dem rechten Stammlappentheile einen sehr ansehnlichen Ausschnitt, in welchen außer dem Gallenblasengrunde auch Darmtheile (Pylorus und Duodenum) sich einlagerten. Die Breite des Ausschnittes beträgt 1,5 cm, die Ausdehnung auf die obere Fläche 2,5 cm. Der Lappen grenzt mit seiner linken, unteren Fläche an die Gallenblase. Die gegen das Zwerchfell gerichtete Fläche ist glatt, die Unterfläche hingegen in zahlreiche Lappchen zerlegt. Eine scharfe Leiste zieht vom Hohlvenenlappen in ventro-lateraler Richtung über die Unterfläche und scheidet einen hinteren von einem vorderen Abschnitt ab. Die hintere, konkave Fläche dient der Aufnahme der rechten Niere. Dem vorderen Flächentheile lagert der Pylorusabschnitt des Duodenum an. Der an die Gallenblase grenzende Bezirk ist glatt und gegen seine Umgebung wieder schärfer abgesetzt.

4) Linker Seitenlappen. Er bildet den linken Abschnitt des Organs, erreicht vom dorsalen den ventralen Lebertrand. Der dorso-ventrale Durchmesser beträgt etwa 8, der transversale nur 4 cm. Der Lappen ist 1,2 cm hoch und gleicht einer flachen Halbschale. Die ausgehöhlte Unterfläche ist mit Gruppen kleinerer und größerer Lappchen gleichsam übersät. Die interlobulären Einschnitte, netzförmig angeordnet, greifen auf den rechten Lappenrand stellenweise über und kerben ihn ein. Der linke scharfe Rand ist zugleich der linke Lebertrand: er läuft dorsalwärts spitz aus. Von dieser dorsalen Ecke setzt sich die linke Wandfläche der Impressio oesophagea fort, welche ventral von einer Lappchengruppe gebildet wird. Einige

tieferen Einschnitte ziehen über den Dorsalabschnitt der Oberfläche, und zwar an Stellen, an denen auch bei anderen Halbaffen Furchen gefunden werden.

Die bei anderen Halbaffen durchwegs angetroffene Gliederung der Leber in die großen Lappen kehrt auch bei *Lemur mongoz* wieder. Die primitiven Eigenschaften der Prosimier-Leber, treten am Hohlvenenlappen zu Tage, außerdem durch die Form und die Größe einer *Impressio oesophagea*, in deren ausgedehnteren Umwandlung durch den *Lobus lateralis sinister* sich wiederum der engere Anschluss an niedere Prosimier-Zustände ausdrückt. Andererseits treten so eigenartige Einrichtungen an der *Mongoz*-Leber auf, dass auf eine hochgradige Abänderung der Ursprünglichkeit geschlossen werden muss. Hierher gehören vor Allem die ansehnliche Abplattung des Organs und dessen gleichzeitige Breitenzunahme, das Auftreten der vielen Zerklüftungen an der Intestinalfläche, die ausgedehnte Verwachsung beider Stammlappenabschnitte längs der *Fossa venae umbilicalis*, und endlich die starke, durchs Duodenum erzeugte Lücke ventral zwischen rechtem Stamm- und rechtem Seitenlappen. Von der Zerklüftung in Läppchen ist der indifferente *Lobus venae cavae* freigebieben; sie beschränkt sich auf die untere, intestinale Fläche. Sie ist eben so wie der Duodenalausschnitt eigenartig. Es ist nicht möglich, einwandsfreie Angaben über die ursächlichen Momente für das Zustandekommen der Zerklüftung in so zahlreiche Läppchen zu machen. Hypothetische Erwägungen hierüber können kaum förderlich sein. Da die Zerklüftung in so zahlreiche kleine Läppchen nur selten angetroffen wird, so werden die bei *Lemur mongoz* ebenfalls als Ausnahme geltenden Befunde bezüglich ihrer Genese vor der Hand, wie ich glaube, nicht zu ergründen sein. Durch DOBSON ist unter den Nagethieren bei *Capromys pilorides* eine multilobulare Leber bekannt geworden.

ZUCKERKANDL<sup>1</sup> unterscheidet an der Leber von *Lemur* fünf Lappen. Ein *Lobus dexter* ist durch eine schmale Brücke mit dem l. *intermedius* verbunden. Dieser trägt nur im Bereiche des Nabelbandes einen Einschnitt. Der *Lob. sinister* ist der ansehnlichste; er

<sup>1</sup> E. ZUCKERKANDL, Zur Anatomie von *Chiromys madagascariensis*. Bd. I, VIII der Denkschriften der Mathem.-naturwiss. Klasse der kaiserl. Akademie der Wissenschaften. Wien 1899. pag. 145—155.



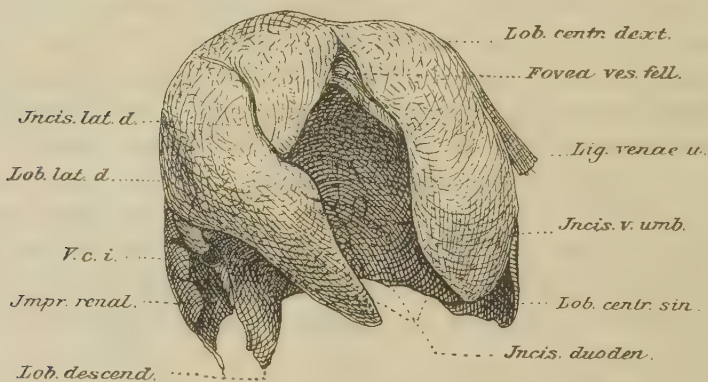
dehnt sich von der linken Rumpfwand bis in das rechte Hypochondrium aus und berührt dabei die Unterflächen des Lob. intermedius sowie des Lob. dexter. Dieser Thatbestand erinnert an das bei *Nycticebus*, *Peridicticus* und auch bei *Tarsius* gefundene Verhalten. Ein Lobus »pyramidalis« von »lanzettförmiger« Gestalt liegt unter dem Lob. dexter und ragt frei in den Peritonealraum hinein. Dieser L. pyramid. entspricht einem Abschnitte unseres Lobus venae cavae. Ein Tuberculum caudatum soll den L. pyram. mit einem Lobus caudatus verbinden.

Nach P. RATHKE (1896) ist die Trennung der Leberlappen bei *Lemur mongoz* und bei *Mikrocebus myoxinus* auf beiden Seiten wie bei höheren Primaten nur angedeutet. Aus der Abbildung ist zu entnehmen, dass die Leberländer mehrfach eingekerbt, mithin mit lappenförmigen Anhängen versehen gewesen sind<sup>1</sup>.

### *Lemur nigrifrons.*

Die Leber ist in der natürlichen Lagerung zum Magen, Duodenum, Omentum und zum Colon transversum gehärtet. Die Be-

Fig. 16.



Die Leber von *Lemur nigrifrons*, von der rechten Seitenfläche aus gesehen.  $\frac{1}{1}$ .

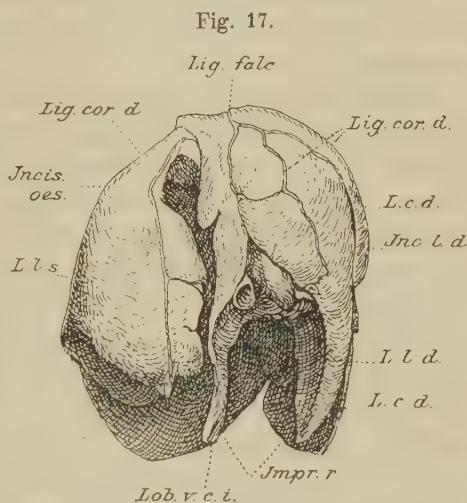
rührungsfläche dieser Organe mit der Leber geben sich allenthalben als scharf abgesetzte Eindrücke kund. An den aus der Bauchhöhle entfernten Eingeweiden erscheint die Leber wie eine Glocke über

<sup>1</sup> P. RATHKE, Über anomale Furchen an der menschlichen Leber. Inaug.-Dissertation. Berlin 1896. pag. 17. Fig. 32.

Magen, Duodenum, Omentum und Colon gestülpt. Die Wandung des Organs ist dünn; sie erreicht an der Kuppe die Dicke von 1,5 cm und ist seitlich nur wenige Millimeter stark. Die in die Kuppel des Zwerchfells ragende Fläche ist gleichmäßig gewölbt. Vorderwand und Seitenflächen fallen steil ab. Die Unterfläche der Leber stellt dem entsprechend eine tiefe Höhlung dar. Ihr liegt der Magen am linken Seitenlappen an. Pylorus und Duodenum dehnen sich über den rechten Stammlappen, über Gallenblase und Vorderfläche des Lobus venae cavae aus. Das Duodenum fügt sich in einen großen Ausschnitt des Vorderrandes der Leber wie bei *L. mongoz* ein. Colon und Omentum berühren die Ventralabschnitte des linken Seitenlappens sowie des linken und rechten Stammlappens. Die rechte Niere hinterlässt eine sehr deutliche Einbuchtung am Dorsaltheile des rechten Seitenlappens und an der rechten Fläche des Lobus venae cavae (Figg. 16 und 17).

Die Steilheit der ventrolateralen Wandungen lässt die Höhe ansehnlich erscheinen. Ganz besonders steil und caudalwärts weit abfallend ist der Lobus venae cavae (Fig. 17). Er dehnt sich caudalwärts weiter aus, als die ihm be-

nachbarten Dorsalränder des Seitenlappens. Darin erhielt sich der Rest eines ursprünglichen Zustandes. Er ist ein wahrer Lobus descendens. Einige Maße mögen die angegebenen Verhältnisse zum Ausdrucke bringen. Die Höhen betragen: am linken Seitenlappen 3,5, am linken Stammlappen 4,5, am rechten Stammlappen 4,8, am rechten Seitenlappen 5,2 und am Lobus venae cavae 6,3 cm. Letzterer erstreckt sich an der Ventralfläche der Cava inferior weit in den Netzbeutel herab. Der Lappen ist an die Hohlvene durch ein peritoneales Doppelblatt angeheftet. Engste Beziehungen zwischen Leberlappen und Vene sind erhalten geblieben, wie sie sich ja in der Höhenausdehnung des Lappens äußern.



Die Leber von *Lemur nigrifrons*, von der Dorsalfläche aus gesehen. 1/2.

Gegenüber der ansehnlichen Höhe der glockenförmigen Leber fällt die geringe Dicke der einzelnen Lappen auf. Sie beträgt am linken Seitenlappen 0,9, am linken Stammlappen 1,5, am rechten Stammlappen 1,2, am rechten Seitenlappen 1,4 cm.

Der durch den Anfangstheil des Duodenum erzeugte Einschnitt am Vorderrande ist 4 cm hoch und 1,5 cm breit. Er wird durch den rechten, eingekerbten Stammlappen und den spitz auslaufenden, zungenförmigen rechten Seitenlappen begrenzt. Am Ende des Einschnittes tritt der Grund der Gallenblase zu Tage. Der Einschnitt dürfte demgemäß durch Duodenum und Gallenblase gemeinsam entstanden sein (Fig. 16).

Die Dorsalfläche der Leber ist durch die 2,2 cm tiefe und 0,8 cm breite Incisura oesophagea in eine rechte und in eine linke Hälfte geschieden.

Zerklüftungen in kleinere Läppchen sind an der Leber fast ausschließlich auf die Impressio gastrica des linken Seitenlappens beschränkt; sie finden sich dorsalwärts auch an den Wandungen der Incisura oesophagea. Von der Hauptgruppe der kleinen Läppchen war eine tiefere Querfurche über den lateralen Rand des Lobus lateralis sinister hinweg bis zur Zwerchfellfläche verfolgbar (auf Fig. 16 erkennbar). Die scharfe Kante der Unterfläche des rechten Seitenlappens sowie der sich anschließende Basaltheil des Lobus venae cavae sind gleichfalls die Sitze vielfacher Zerklüftungen (Fig. 16). Diesen Flächen ist das Duodenum angelagert, welches durch Länge und Weite sich hervorhebt.

1) Stammlappen. Seine Entfaltung liegt hauptsächlich in dorso-ventraler Richtung. Vorn breitet er sich nach beiden Seiten gleichmäßig aus. Der linke Seitenlappen ist ihm dorsal und dorso-lateral frei angelagert. Die Incisura interlobaris schneidet dorsalwärts zwischen die Lappen bis zur Ausmündungsstelle der Vv. hepaticae ein. Der rechte Seitenlappen ist vermöge seiner dorsalen und dorso-lateralen Entfaltung nahezu gleichförmig dem linken Seitenlappen. Die Abgliederung beider von einander ist dorsal nicht so weit als auf der linken Seite durchgeführt. Der Stammlappen übertrifft an Umfang die etwa gleich großen Seitenlappen um ein Beträchtliches.

Das Lig. falciforme (suspensorium) hepatis fällt, senkrecht gestellt, in die Medianebene des Körpers. Die Incisura umbilicalis greift vom Vorderrande der Leber etwa 3 cm auf die Oberfläche über. Die Hauptlängsfurche (Fovea venae umbilicalis) ist durch

Leberbrücken nirgends verlegt, sondern frei zugänglich. Allerdings ragen ventral der linke Stammlappen, dorsal der linke Seitenlappen über die Furche caudalwärts hinaus.

Der linke Abschnitt des Stammlappens entsendet in die *Incisura venae umbilicalis* bis zum Lebervorderrande einen gelappten Fortsatz, welcher der Unterfläche des rechten Stammlappens sich auflagert.

Der rechte Stammlappenabschnitt trägt im Grunde der *Incisura duodenalis* die Gallenblase. Diese ist auch der *Impressio duodenalis* eingelagert und hilft sie vertiefen. Ein kleiner, zweigetheilter linker Flügellappen der Gallenblase ragt bis an den Vorderrand, wo er sichtbar wird (Fig. 16). Er bedeckt einen Theil der Gallenblase von unten und links her.

2) Hohlvenenlappen (*Lobus venae cavae* = *Lob. descendens*). Er besitzt einen langen, schwanzförmigen Anhang, welcher ventral von der Hohlvene liegt (Fig. 17). Dorsal von der *Fossa transversa* werden Abgliederungen wahrgenommen, welche der Lage nach einem *Lobus papillaris* entsprechen. Das ansehnliche, von der *Vena cava* durchsetzte Basalstück dehnt sich von dorsal und oben nach rechts zum Dorsalstücke der Unterfläche des *Lob. later. dexter* aus. Hier erreicht er sogar den dorso-lateralen Leberrand (Fig. 17). Mehrfach gegliedert bildet er gemeinsam mit dem rechten Seitenlappen einen sichelförmigen Eindruck, dessen Hörner abwärts gewendet sind. Der Eindruck ist durch rechte Niere und Nebenniere entstanden. Der lange, zungenförmige Fortsatz des Lappens ist nahezu senkrecht, prävertebral gestellt; er besitzt eine rechte ausgehöhlte Nierenfläche und eine linke Fläche, welche zugleich die sehr hohe *Incisura oesophagea* rechts unten abgrenzt. Die Vorderkante springt scharf vor (Fig. 16). Die *Vena cava inf.* dringt in die Dorsalkante oben ein. Der schlanke Fortsatz ragt frei in die Bauchhöhle, in die *Bursa omentalis*, hinab. Der von der Hohlvene durchsetzte Basaltheil des Lappens misst 3,5 cm. Der an die Hohlvene ventral sich anfügende, sowie die freie Spitze, betragen je 1,5 cm.

Die *Incisura oesophagea* trennt in der ganzen Höhe der Dorsalwand den *Lobus venae cavae* vom linken Seitenlappen ab. Die Länge des Hohlvenenlappens hängt von derjenigen der *Incisura oesophagea* ab, und umgekehrt. Die hier vorhandenen Formzustände klingen an die ganz ursprünglichen von *Nycticebus* auf Fig. 5 an.

3) Rechter Seitenlappen (Figg. 16 und 17). Er gleicht einer dreiseitigen Pyramide mit ventral-abwärts gerichteter Spitze. Die



ventrale, obere Kante begrenzt die *Incisura duodenalis*, die dorsale Unterkante setzt sich aufwärts in den Dorsalrand der Leber fort. Eine untere Kante liegt an der intestinalen Unterfläche des Organs und scheidet diese in einen ventralen und in einen dorsalen Gebiets-theil; sie ist zugeschärft und mehrfach eingeschnitten, gefurcht. Der dorsale Gebietstheil der Unterfläche dient gemeinsam mit dem Basalstücke, sowie mit der rechten Fläche des freien Hohlvenenlappens zur Aufnahme der rechten Niere. Der ventrale Gebietstheil der Unterfläche nimmt dorsal die Gallenblase, ventral das Duodenum auf.

4) Linker Seitenlappen (Fig. 17). Die Unterfläche ist im Bezirke der *Impressio gastrica* in Gruppen kleiner Läppchen zerklüftet. Aus dem die Läppchen theilenden Furchennetze tritt eine Querfurche über den linken Lappenrand und bis zur Oberfläche hervor. Drei größere Einkerbungen treten am rechten scharfen Rande der Unterfläche auf. Vier Läppchen werden durch diese Einkerbungen abgetrennt. Das am weitesten dorsal gelegene Läppchen begrenzt zugleich die *Incisura oesophagea*. Ähnliche Verhältnisse wurden bei *Lemur mongoz* beobachtet. Der dorso-laterale Rand ist in den senkrecht vor der Wirbelsäule aufsteigenden Rand fortgesetzt, welcher die *Incisura oesophagea* links bewandet. An diesem medialen Dorsalrande sind vier Läppchen abgesetzt, von theils größerer Selbstständigkeit. Diese Provinz der Leber scheint zur Gliederung in Theilstücke hinzuneigen, was der Thatbestand bei *Nycticebus* bereits erkennen ließ.

Der senkrechte Spalt zwischen *Lobus lateralis sinister* und *Lobus descendens venae cavae* reicht hoch bis zur Kuppe der Leber hinauf. Im hier befindlichen Spaltengrunde lag der Ösophagus, über welchem beiderseits hinab und caudalwärts die beiden Lappen sich ausdehnten. Die Spalte ist durch die Einlagerung des Ösophagus in sie bedingt. Eine hohe *Incisura oesophagea* ist eben so wie eine hohe, steile Wand an dem begrenzenden Leberlappen eine primitive Eigenschaft. Das untersuchte Individuum von *Lemur nigrifrons* nimmt demgemäß eine sehr viel tiefere Stufe in dieser Beziehung ein als *Lemur mongoz*. Die hohen und steilen Wandungen einer *Incisura oesophagea* führen im Gefolge die senkrechte Stellung der serösen Doppelblätter, welche vom *Ligam. falciforme* aus in der Gegend der *Vv. hepaticae* abwärts nach links und rechts verfolgt werden können (vgl. Fig. 17). Das linke, abwärts ausgezogene Doppelblatt gelangt bis zum dorsalen Unterrande des *Lob. later. sinister*. Das rechte Doppelblatt verläuft naturgemäß längs der Dorsalfläche

des Lobus descendens venae cavae und springt dann auf die Vene über, wo sie den Lappen betritt. Von diesem rechten Doppelblatte zweigt sich durch Faltenbildung der rechten Peritoneallamelle eine Duplikatur rechts ab, welche sich noch einmal gabelt und dann 1) abwärts zur Dorsalfläche des Lobus lateralis dexter und 2) zum Ende der Incisura interlobaris dextra gelangt. In dieser gegabelten Duplikatur liegt nur eine Abspaltung von der Cava-Duplikatur vor, eine Sekundärbildung. Die beiden die Incisura oesophagea rechts und links begleitenden serösen Blätter, welche einem Ligam. coronarium der menschlichen Leber entsprechen, sind nach der Art ihrer steilen Stellung ein sehr wichtiger Maßstab für die Beurtheilung der in der Dorsalgegend auftretenden Formverhältnisse der Leber. Lemur nigrifrons bietet diesbezüglich sehr Primitives dar, Lemur mongoz entfernte sich weit von der Stufe, auf welcher ersterer sich hält. Lemur nigrifrons wiederholt Einrichtungen, wie Nycticebus auf der Fig. 5 sie erkennen lässt.

Der vordere Abschnitt der Hauptlängsfurche (Fovea venae umbilicalis) ist bei Lemur nigrifrons offen geblieben. Er war bei L. mongoz überbrückt. Auch hierin ist die Mongozleber weiter gebildet.

Es wurde oben ausgeführt, in einem wie hohen Grade die Mongozleber sich entfernte vom ursprünglichen Verhalten der Halbaffen. Lemur nigrifrons stimmt trotz des Besitzes mancher Ursprünglichkeiten mit L. mongoz darin überein, dass die Leber in ganz specialisirter Weise an der Unterfläche in viele Läppchen zerfallen ist; dass ventral zwischen Lobus lateralis dexter und Lobus centralis eine sehr ausgedehnte Incisura duodenalis sich vorfindet. Die Übereinstimmung in diesen ganz eigenartigen Zuständen der Organe beider Lemur-Arten weist darauf hin, dass die Befunde in gleicher Weise beurtheilt werden müssen. Die Leber bei L. nigrifrons hat an Höhendehnung nichts eingebüßt. Dadurch blieben die an diesen Zustand geknüpften indifferenten Zustände bewahrt. Andererseits haben die mit Lemur mongoz übereinstimmenden Eigenheiten sich eingestellt.

ZUCKERKANDL (l. c. p. 55) giebt an, dass der linke Leberlappen bei Lemur sich unter dem Stammlappen und unter dem rechten Lappen nach rechts ausdehne und von der linken Rumpfwand aus bis in das rechte Hypochondrium reiche. Diese Angabe scheint ebenfalls für den großen Wechsel der Zustände an der Lemurleber zu sprechen. —

Die Thiere, von welchen die hier besprochenen Organe ent-

nommen sind, stehen einander nicht fern. Die großen Differenzen müssen als individuelle beurtheilt werden. Beständen nicht so auffallende, übereinstimmende Eigenartigkeiten an den Organen der beiden Thiere, so könnte man versucht sein, anzunehmen, dass es sich um Organe von Thieren handelte, welche verwandtschaftlich einander fern ständen. Ob die individuellen Schwankungen beim Genus *Lemur* größer als bei anderen Halbaffen seien, lässt sich heute noch nicht ermes sen.

#### 6. *Tarsius spectrum*.

H. BURMEISTER'S Beiträge zur Gattung *Tarsius* (Berlin 1846) gelten heute noch als Muster scharfer Beobachtung und gewissenhafter Beschreibung. Auch die Darstellungen von der Leber sind so anschaulich, dass es leicht ist, sich an ihnen zurechtzufinden (o. c. pag. 119), trotz der nicht immer richtigen Deutungen der Befunde.

Das Organ besteht nach BURMEISTER aus vier Haupt- und zwei kleineren unten verwachsenen Nebenlappen. Als oberster Lappen, welcher dem menschlichen rechten gleichwerthig sein soll, wird ein rechts in der Kuppel des Zwerchfells gelegener Abschnitt der Leber aufgeführt. Er ist der dickste und der am stärksten gewölbte Lappen. Die Gallenblase lagert an dessen Unterfläche. Nach der Abbildung, auf welche verwiesen wird, entspricht dieser obere Lappen dem Stammlappen unserer Eintheilung. Das Lig. suspensorium setzt an ihm die Grenze zwischen einem kleinen linken und einem großen rechten Abschnitte (Taf. VI Fig. 19). Ein linker Lappen, welcher Duodenum, Pylorus und die ganze rechte Seite des Magens überlagert, wird durch BURMEISTER als der größte angegeben. Völlig links gelagert, ist er dorsal in eine scharfe Spitze ausgezogen, welche die Impressio oesophagea, wie die Abbildung lehrt, von links und hinten her begrenzt. Dieser linke Lappen entspricht dem von uns unterschiedenen Lobus lateralis sinister. Es unterliegt fernerhin keinem Zweifel, dass der als äußerer Lappen von BURMEISTER aufgeführte Abschnitt ein von uns unterschiedener Lobus lateralis dexter ist. Er hat eine ovalere Form und einen gezackten Rand. Der innere Lappen ist zutreffend als Lobus Spigelii geschildert. Seine Übereinstimmung mit einem Lobus venae cavae (Lobus descendens) erhellt daraus ohne Weiteres. BURMEISTER beschreibt den langen, schmalen, spitzen und bis zum Beckenrande absteigenden, lanzettförmigen Fortsatz; er erwähnt dessen Durchbohrung durch die Vena cava ascendens und

dessen kurzen nach rechts lateral gerichteten Auswuchs. Zwei kleine, spitze, ohrförmige Zipfel gingen von der medialen Fläche des Lobus venae cavae in der Nähe des Centrums der Leber aus und saßen dem freien Lappenrande auf. Sie dürften der Lage nach einem Processus papillaris entsprechen.

Genauere Schilderungen, aus welchen die morphologische Werthigkeit der Theile des Organs erschlossen werden könnte, sind weder von BURMEISTER noch später von anderen Forschern gegeben worden. Was ich an zwei Objekten habe wahrnehmen können, geben die folgenden Zeilen wieder.

Der quere Durchmesser kommt an beiden Objekten nahezu dem sagittalen gleich. Die Höhe des Organs beträgt etwa die Hälfte dieser Durchmesser. Der nur sehr schwach gewölbte, in die Zwerchfellkuppel eingepresste Oberflächentheil ist an dem Organe eines jungen Thieres im ganzen Umkreise gegen senkrecht abfallende Seitenwände abgesetzt (Figg. 20 und 21). Am Objekte eines erwachsenen Thieres ist der Übergang der oberen Fläche in die abfallenden Wandflächen weniger unvermittelt (Figg. 18 und 19). Der linke Seitenlappen erreicht das Volum des Stammlappens. Beide, durch einen schräg nach rechts und unten abfallenden Einschnitt getrennt, machen den Hauptbestandtheil der Leber aus. Dem Stammlappen ist rechts hinten der rechte Seitenlappen angefügt, welcher caudalwärts in einen spitzen Fortsatz ausläuft (Figg. 18 und 19). Der Lobus venae cavae lehnt sich dem rechten Seitenlappen an und stellt beim erwachsenen Thiere einen rechts von der Wirbelsäule in die Bauchhöhle weit herabragenden Leberabschnitt dar (Figg. 18 und 19). Magen und Duodenum hinterließen scharfe Eindrücke am linken Seiten-, am rechten Stamm-, am rechten Seiten-, sowie am Hohlvenen-Lappen (Fig. 21). Darmschlingen prägten sich ventral am linken Seiten- und am rechten Stammlappen ab. Die rechte Niere mit der Nebenniere erzeugte an beiden Objekten eine tiefe Nische, deren Wandung lateral rechts durch den rechten Seiten-, medial durch den Hohlvenenlappen gebildet wird (Figg. 18 und 19). Eine nur wenig hohe Incisura oesophagea ist am Objekte des erwachsenen Thieres vorhanden (Fig. 19). Der linke Seitenlappen erstreckt sich dorsal noch so weit beckenwärts, dass er als linker Grenzpfiler jener Incisur gelten kann. Der lange rechte Pfeiler ist durch den Hohlvenenlappen gebildet. Entsprechend der Anwesenheit einer Incisura oesophagea sind die Schenkel des Ligam. coronarium noch nahezu senkrecht gestellt. Die Verhältnisse entsprechen



ungefähr denen von *Peridicticus* (Fig. 11). Das jüngere Individuum lässt eine *Incisura oesophagea* vermissen (Figg. 20 und 21). Eine *Impressio oesophagea* ist an die Stelle getreten: der linke Seitenlappen weicht dem entsprechend mit seinem Dorsalrande lateralwärts stark aus, wodurch auch der linke Schenkel des *Ligam. coronarium* mehr eine schräge Stellung erhält. Es handelt sich um eine Reduktion der caudalen Abschnitte des linken Seitenlappens.

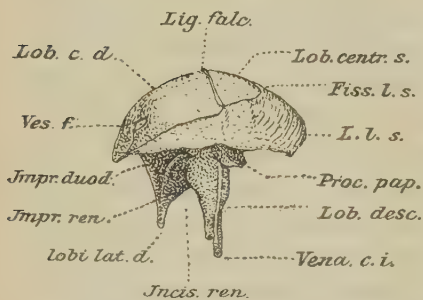
Die Tarsius-Leber des älteren Individuums zeigt in ihrer Gestalt eine große Übereinstimmung mit der Leber von *Peridicticus Potto* juv. Die individuellen Schwankungen dürften auch bei Tarsius einen größeren Spielraum einnehmen, wenn schon die hier in Betracht kommenden zwei Objekte solche nur in einigen Punkten, in diesen allerdings sehr ausgesprochen, zeigen.

1) Stammlappen. Das median gestellte *Ligam. suspensorium* und die Hauptlängsfurche scheiden äußerlich einen rechten Abschnitt von einem linken ab. Die Hauptlängsfurche ist in ihrem Ventraltheile unansehnlich und ausgefüllt, so dass das *Ligamentum venae umbilicalis*, aus der Tiefe einer Furche hervorgetreten, sich freier von der Unterfläche des Lappens in einer Peritonealduplikatur abhebt. Nichtsdestoweniger sind Furchenreste, an einem Objekt selbst eine *Incisura umbilicalis*, erhalten geblieben. Die Ausfüllung der Furche vollzog sich wohl nach der Anlagerung des linken Seitenlappens an die Unterfläche des Stammlappens. Bei LECHE (l. c. pag. 1104) finde ich die Bemerkung, dass eine *Fissura umbilicalis* bei Tarsius fehle.

Der linke Abschnitt des Stammlappens ist der kleinere. Sein linker Rand ist scharf; er wird vom linken Seitenlappen ansehnlich überragt. Der rechte Lappenabschnitt dehnt sich bis zur rechten Seitenfläche und hier bis zum rechten Leberrande hin aus. Der ganze Stammlappen ist an beiden Objekten durch den mächtigen linken Seitenlappen vom Vorderrande der Leber völlig abgedrängt. BURMEISTER bildet auf Fig. 18 der Taf. VI ein gleiches Verhalten ab. Die Unterfläche ist bis auf einen kleinen rechten Theil vom linken Seitenlappen berührt und dadurch von der Nachbarschaft mit Darmtheilen ausgeschlossen (Fig. 21). Nur rechts drückten sich die Pars pylorica und der Anfangstheil des Duodenum ab. Auch dies Verhalten ist an beiden Objekten ein gleiches. Der Ventraltheil der Hauptlängsfurche bleibt durch die Anlagerung des linken Seitenlappens von unten her unsichtbar. Das *Ligam. teres* kommt zwischen Stamm- und linkem Seitenlappen zum Vorscheine (Fig. 18). Es

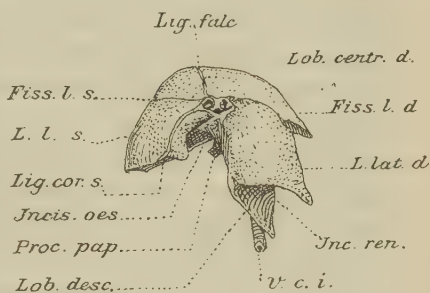
hinterließ auf der Vorderfläche des letzteren beim Verlaufe zum Nabel sogar einen Abdruck, welcher als Furche besteht. Der rechts von dieser Furche befindliche, sehr ansehnliche Fortsatz hatte von links her die Medianebene überschritten.

Fig. 18.



Leber eines ausgewachsenen *Tarsius spectrum*, von der Ventralfläche aus gesehen.  $\frac{1}{1}$ .

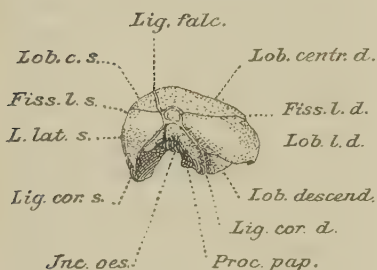
Fig. 19.



Dasselbe Objekt, von der Dorsalfläche aus gesehen.  $\frac{1}{1}$ .

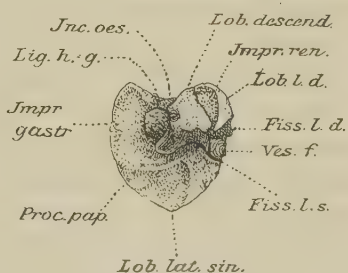
Die Gallenblase lagert der Unterfläche des »rechten Stammlappens« an. BURMEISTER (l. c. pag. 119) fand die Gallenblase »an der unteren flachen Seite« des Lappens. Das entspricht einem sehr einfachen Verhalten. Der Blasengrund erreicht die ventrale Außenfläche der Leber. An dem einen Objekte erzeugt der Blasengrund nur einen

Fig. 20.



Leber eines jungen *Tarsius*, von der Dorsalfläche aus gesehen.  $\frac{1}{1}$ .

Fig. 21.



Dasselbe Objekt, von der Intestinalfläche aus gesehen.  $\frac{1}{1}$ .

Einschnitt am seitlichen Leberrande (Fig. 21). Der Einschnitt ist vorn und hinten von starken Zacken begrenzt. Diese haben sich am anderen Objekte zu sehr selbständigen Flügelläppchen nach abwärts ausgedehnt und die Gallenblase von unten her umschlossen. Der Fundus vesicae felleae blieb dabei an der vorderen Außenfläche

der Leber liegen (Fig. 18). Von ihm aus führt nun eine Spalte (*Fissura cystica*) zwischen beiden Flügelläppchen zur Unterfläche des rechten Stammlappens. Die Gallenblase ist mithin in das Leberparenchym eingeschlossen. Der *Ductus cysticus* verläuft aber wie am ersten Objekte nur in einer Furche der Unterfläche von der Pforte bis zu den sich berührenden Flügelläppchen. Der rechte derselben erstreckt sich zwischen Gallenblasengrund und rechtem Seitenlappen caudalwärts und lässt zwischen sich und letzterem einen aufwärts verschälerten Einschnitt entstehen, in welchen der senkrechte Schenkel des Duodenum sich einpasst. Der Vergleich beider Lebern giebt über das Zustandekommen des interlobaren Einschnittes sowie dessen Verhalten zum Duodenum den gewünschten Aufschluss. Es handelt sich hier um eine Art *Fovea duodenalis*, welche durch die Ausbildung der Flügellappen der Gallenblase zu Stande gekommen ist. Auch bei *Lemur* bestand eine *Incisura duodenalis*; dieselbe erstreckte sich aber im Unterschiede zu derjenigen von *Tarsius* zwischen beide Flügellappen weit empor.

Der scharfe Rand des Stammlappens beginnt dorsal an der linken Seite der *Vena cava* (Figg. 19, 20); er verläuft von hier aus ventralwärts und ein wenig nach links. Dann zieht er von oben links nach rechts unten schräg über die Vorderfläche der Leber.

2) Linker Seitenlappen. Er zeichnet sich durch die Größe aus, was BURMEISTER schon hervorgehoben hat. Die Ausdehnung des an Volum zunehmenden Lappens vollzog sich über die Medianebene hinaus nach rechts. An der linken Körperhälfte nahm er an Höhe zu. Die Verschiebung nach rechts geschah an der Unterfläche des Stammlappens, wodurch dieser von der Berührung mit Darmtheilen mehr und mehr ausgeschlossen wurde. Der Vorderrand der Leber wird durch ihn gebildet. Eine schräg nach rechts und unten abfallende *Incisura interlobaris sinistra* trennt ihn vom Stammlappen (Fig. 18). Am Vorderrande bestehen rechts einige wenig charakteristische Einschnitte. An seiner Unterfläche treten die Eindrücke der von ihm bedeckten Organe, Magen und Darmschlingen, zu Tage (Fig. 21). Die Darmtheile kommen in wechselnder Weise hier zum Abdrucke, an dem einen Objekte in quergestellten, an dem anderen in radiär geordneten Furchen (Fig. 21). Auf die Rechtsentfaltung des Lappens kann die caudale Reduktion im Dorsalabschnitte als Wechselwirkung bezogen werden. Eine *Incisura oesophagea* ist, wie bereits angeführt worden, an einem Objekte noch vorhanden; eine flache *Impressio oesophagea* liegt am anderen vor (Fig. 19, 20). Eine zu

einem sekundären Verhalten hinleitende Einrichtung giebt sich zu erkennen, wenn man die Neigung des Seitenrandes zum Dorsalrande des linken Seitenlappens in Betracht zieht. Im primitiven Zustande, also beim Bestehen einer *Incisura oesophagea*, fallen die Ränder in verschiedene Ebenen. Beim Bestehen einer *Impressio oesophagea* liegen die Ränder in einer und derselben Ebene.

Die Ausdehnung des linken Seitenlappens nach rechts ist auch durch BURMEISTER beobachtet worden (l. c. Taf. VI Fig. 18). Der Lappen breitet sich »mit einem flachen, abgerundeten Rande über die Magenoberfläche aus«.

An der Intestinalfläche der Leber ist der Zugang zur Trennungsspalte vom Stamm- und linken Seitenlappen erkennbar. Er darf nicht mit der Längsfurche in Verwechselung gebracht werden.

3) Rechter Seitenlappen. Er ist an beiden Objekten dorsalwärts gedrängt. Der Hohlvenenlappen schmiegt sich ihm an einer medialen, nach links schauenden Fläche an. Beide Lappen bilden auf Figg. 18, 19 gemeinsam einen ansehnlichen, caudalwärts gerichteten, rechten dorsalen Doppelpfeiler. Dieser stört die im Ventraltheile herrschende Symmetrie der Gestalt im Dorsaltheile, da auf der linken Körperhälfte ein Äquivalent fehlt. In eine scharfe Spitze auslaufend, überragt der rechte Seitenlappen gemeinsam mit dem Lob. descendens die anderen Leberlappen beckenwärts. Er ist sehr selbständig; denn die ihn vom Stammlappen trennende *Incisura interlobaris dextra* dringt bis zur Einmündungsstelle seiner Vena hepatica in die Vena cava vor. Beim jungen Thiere sind diese Eigenschaften weniger scharf ausgeprägt.

An Flächen bietet er dar: 1) eine Dorsalfläche, welche der dorsalen Bauchwand einlagert und gewölbt ist; 2) Kontaktflächen für den rechten Stammlappen und für den Lobus venae cavae. Die erstere derselben ist schmal und sieht aufwärts und nach vorn (Fig. 19); die letztere schaut medianwärts und ist nahezu sagittal gestellt (Fig. 18); 3) zur Aufnahme von Eingeweiden bestimmte vertiefte Flächen. Es lassen sich eine renale und eine duodenale Fläche unterscheiden. Die für die rechte Niere und Nebenniere bestimmte Grube ist durch den Lobus venae cavae zu einer scharf abgegrenzten Nische umgestaltet. Sie ist von der Duodenalfläche durch eine senkrecht gestellte First abgesetzt. Die *Impressio duodenalis* ist vorwärts gerichtet. Die Grenzkante beider Flächen läuft in die Spitze des Lappens aus. Von der Impr. renalis dringt beim jungen Thiere eine Spalte senkrecht in die Lebersubstanz ein (man vgl. Fig. 21).



Diese Spalte trennt den Lob. lat. dexter vom Lob. descendens; sie ist bei Dorsalansicht deutlich auf Fig. 20.

Der rechte Schenkel des Ligam. coronarium ist senkrecht gestellt und an der Grenze der benachbarten beiden Lappen angeheftet. Am Beginne der die letzteren trennenden Spalte ist das seröse Doppelblatt caudalwärts weiter auf den Hohlvenenlappen fortgesetzt (Fig. 20).

4) Hohlvenenlappen. Eine zierliche Gestalt empfing er von dem engen Anschmiegen an die Nachbarorgane. Er besteht aus drei auf einander aufgebauten Abschnitten, welche, von links nach rechts folgend, dorsal von der Leberpforte ausgehen und hier zusammenhängen. Seine Dorsalwand ist in ganzer Länge von der Cava inferior durchsetzt. BURMEISTER weist schon auf die Durchbohrung des Lappens durch die Vena cava hin. Entsprechend der Querlage-rung dorsal von der Leberpforte weichen die drei Fortsätze von oben und links nach unten rechts aus einander. 1) Der linke obere Abschnitt überschreitet mittels eines scheibenförmigen, im scharfgebogenen Rande auslaufenden Fortsatzes die Fossa ductus venosi und legt sich der Unterfläche des Lob. lat. sin. auf. Er trägt hinten, seitlich und vorn Abdrücke vom Magen, dessen Curvatura minor ihm zugewendet ist. Demgemäß ist an ihm auch ein Tuber omentale angedeutet. Eine horizontale, von vorn her eindringende Spalte trennt ihn 2) von einem, in die Bursa omentalis hineinragenden Processus omentalis, welchen ZUCKERKANDL einen Proc. pyramidalis nennt. Hinten hängt dieser Proc. papillaris mit dem ersteren zusammen, so dass er sich als ein hakenförmig nach unten und vorn umgebogener Fortsatz darstellt. Seine senkrechten Flächen sind Fortsetzungen derjenigen des ersteren. Die vordere Fläche berührte die untere-hintere Magenfläche. Eine untere, breitere Basalfläche sieht beckenwärts und zeigt scharf begrenzte Abdrücke von Eingeweiden. BURMEISTER führt die beiden Abschnitte als selbständige Lappen, als einen fünften und sechsten Leberlappen auf; er nennt sie »spitze, ohrförmige Zipfel«. 3) Der weitest sich heraberstreckende Abschnitt ist durch die Nachbarschaft zur rechten Niere sowie durch die Umschließung der Hohlvene besonders ausgezeichnet. Er lehnt sich mittels einer lateralen Fläche dem Lob. lateralis dexter an. Eine Dorsalfläche ist der Wandung der Bauchhöhle zugewandt. Eine schmale Vorderfläche steht senkrecht zur Fossa transversa. Ihr lagert an der Grenze gegen den mittleren Abschnitt das Ligam. hepato-duodenale eng an (Fig. 18). Eine rechte Hohlfläche nimmt die Niere auf. Von

ihr war oben die Rede. Man könnte diesen Abschnitt, den eigentlichen Lob. descendens, als einen Processus renalis von dem Processus omentalis unterscheiden. Die Proc. renales sind an beiden Objekten verschieden gestaltet. Fundamentale Differenzen bestehen aber nicht. Beim jüngeren Thiere ist der Lob. descendens kürzer. BURMEISTER's Beobachtung lässt diesbezüglich keine Vergleichung zu; sie ist nicht genau genug. Immerhin liefert sie den sicheren Nachweis dafür, dass der Hohlvenenlappen von Tarsius noch in einem ursprünglicheren Verhalten fortbestehen kann, als das an dem von mir beobachteten der Fall ist. BURMEISTER fand den Lappen nämlich viel länger als den rechten Seitenlappen, welchen er einen »äußeren« nennt. Sein Lobus Spigellii bildet einen langen schmalen, spitzen und bis fast zum Beckenrande absteigenden, lanzettförmigen Fortsatz, welcher die Cava inf. dorsal von sich hat (vgl. o. c. pag. 119). Im Vergleiche mit diesem Befunde handelt es sich bei unseren Objekten um eine merkliche Reduktion des Lappens in cranialer Richtung, und zwar unter gleichzeitiger Ausbildung derjenigen Lappenpartien, welche an die rechte Niere sich anschließen. Beim jungen Thiere war die Reduktion viel weiter als beim erwachsenen vorgeschritten.

W. LECHE hebt hervor, dass der Lobus caudatus mit dem Lobus lateralis dexter bei Tarsius verwachsen sei (o. c. pag. 1104). Es handelt sich um die Wiedergabe einer Angabe von FLOWER (1872). Nach unseren Beobachtungen liegen nicht völlige Verwachsungen, sondern nur enge Einlagerungen beider Lappen an einander vor.

Individuelle Schwankungen finden sich auch an der Leber von Tarsius. Die wenigen, genauer bekannt gewordenen Thatbestände zeigen uns die Variationen hauptsächlich am Lobus venae cavae und an den durch ihn bedingten Erscheinungen. Der betreffende Lappen ragt einerseits bis zum Beckenrande herab (BURMEISTER) und ist andererseits ein unansehnlicher Anhang (Fig. 16).

Die Überschreitung der Medianebene durch den Lobus lateralis sinister scheint für Tarsius eine regelmäßige Erscheinung geworden zu sein.

### 7. Avahi laniger.

Die Leber dieses Thieres nimmt durch die starke Ausbildung des rechten Centrallappens, durch die sehr erhebliche Rückbildung des Lobus descendens, an dessen Stelle der rechte Seitenlappen tritt, eine besondere Stellung ein. Nach beiden Seiten dehnt sich das

Organ etwa gleich weit aus. Diese Symmetrie wird aber nicht durch die beiden Seitenlappen, sondern durch den rechten Stamm- und den linken Seitenlappen hergestellt. Der Lobus lateralis dexter erstreckt sich in caudaler Richtung und entfernt sich dabei zugleich vom Lobus lateralis dexter. Er dehnt sich in das Gebiet des Lobus descendens aus, welcher mit ihm in großer Ausdehnung verschmolzen ist. Der angegliederte Theil des Lobus descendens ist verkümmert, der Basalabschnitt mit dem Proc. papillaris jedoch gut entfaltet. Die Stellung und Haltung des Lobus descendens von Avahi haben mit denjenigen von Peridicticus juv. große Ähnlichkeit (Figg. 20 und 21).

Die Dorsalansicht der Leber lässt die Umbildung einer Incisura oesophagea zum einfachen Eindruck (Impressio oesophagea) hervortreten, worauf auch die Querstellung der die Speiseröhre zu beiden Seiten begrenzenden Lappen schließen lässt.

Der Lobus lateralis sinister ist in primitiver Weise auf die linke Körperhälfte beschränkt.

Die Intestinalfläche weist die scharfen Abdrücke von Magen, Duodenum, rechter Niere und Darmschlingen auf.

Die genaueren Verhältnisse an den einzelnen Theilen ergeben manches Werthvolle.

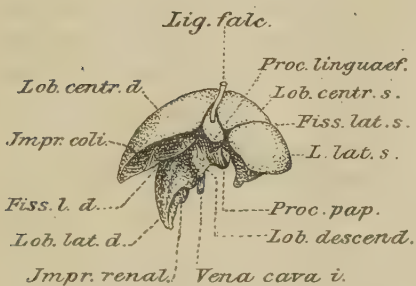
1) Stammlappen. Das Lig. falciforme und das Lig. venae umbilicalis trennen rechten und linken Abschnitt von einander. Die Größe Beider ist sehr ungleich. Der rechte Centrallappen ist mehr als doppelt so breit wie der linke; er reicht weit nach rechts und stellt eigentlich die ganze rechte Leberhälfte dar. Er läuft frei aus, so dass der Lobus lateralis dexter sich ihm rechts nicht anlagert. Beide Abschnitte des Stammlappens stellen an der Intestinalfläche durch ausgedehnte Überbrückung des Sulcus venae umbilicalis eine Art von Einheitlichkeit her. Die Abgrenzung bleibt nichtsdestoweniger durch das Lig. venae umbilicalis erhalten. Am Ventralrande der Leber besteht eine tiefe Incisura venae umbilicalis. Die Gallenblase ist an der Außenfläche der Leber nirgends anzutreffen; sie ist eingelagert in das Parenchym. Die Ausdehnung des Centrallappens ist eine nahezu quere. Die Intestinalfläche trägt die Abdrücke von Darmschlingen, vom Duodenum und rechts vom Dickdarm, von welchem eine tiefe Furche herrührt.

a. Lobus centralis sinister. Er ist klein. Die horizontal gestellte Fissura lateralis sinistra trennt ihn vom Lobus lateralis sinistra. An der Intestinalfläche ist er mit dem Lobus centralis

dexter durch eine Brücke, welche den Sulcus venae umbilicalis überzieht, verbunden. In die breite Incisura venae umbilicalis springt ein von ihm ausgehender, zungenförmiger Fortsatz vor (Processus linguaeformis, Fig. 22). Dieser lehnt sich an die Intestinalfläche des Lobus centralis dexter an. Sonst bleibt der linke Centrallappen auf die linke Körperhälfte beschränkt. Dadurch, dass der Lobus lateralis sinister sich ihm anfügt, ist seine Intestinalfläche auf ein schmales Flächengebiet beschränkt.

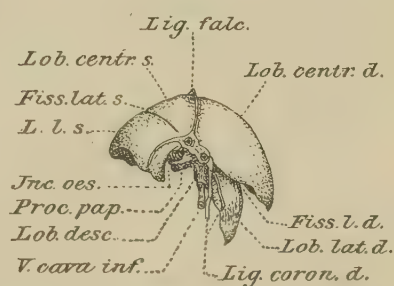
b. Lobus centralis dexter. Er ist flach, aber in die Breite stark nach rechts ausgezogen; er läuft spitz aus. Scharfe Ränder setzen ihn ventral und dorsal ab. Seine Intestinalfläche zeigt zwei tiefe, von Darmtheilen herkommende Eindrücke, welche eine scharfe Querleiste von einander trennt. Eine äußerst schmale Kontaktfläche

Fig. 22.



Ansicht von der ventralen Fläche aus.

Fig. 23.



Ansicht von der dorsalen Fläche aus.

Leber von Avahi laniger.  $\frac{1}{4}$ .

für den rechten Seitenlappen besteht im Dorsalgebiete der Unterfläche; sie nimmt zugleich an der Bildung einer schmalen Fissura lateralis dextra Theil. Die Gallenblase hinterlässt an der Oberfläche nirgends Spuren; sie dürfte vom Parenchym völlig umschlossen sein.

2) Lobus lateralis sinister. Er erreicht gemeinsam mit dem Lobus centralis sinister die Größe des vorigen. Der Vorderrand fällt seitlich stark ab und geht dann in den horizontal gestellten Seitenrand über. Dieser ist in den Dorsalrand fortgesetzt, welcher in eine spitze Zacke ausläuft (Figg. 22 und 23). Von letzterer erhebt sich senkrecht der mediale Dorsalrand, welcher aufwärts die Impressio oesophagea trägt. Vom Lig. falciforme zweigt sich der linke Abschnitt des Lig. coronarium ab. Dasselbe zieht steil bis zum unteren Dorsalrande herab. Die ausgedehnte Intestinalfläche



trägt die von einander abgesetzten Abdrücke von Magen, Pylorus und dem Anfangsabschnitt des Duodenum.

3) *Lobus lateralis dexter*. Der rückgebildete, schmale Lappen ist mit dem absteigenden Theile des *Lobus descendens* völlig verschmolzen. Er nimmt Form und Haltung des letzteren an. Ihm kommen eine breite dorsale und ventrale Fläche zu, welche rechts und links in scharfe Ränder übergehen. Der rechte Rand ist cranialwärts dem *Lobus centralis dexter* zur Bildung einer *Fissura lateralis dextra* angelagert, ist caudalwärts frei. Die leicht gewölbte Dorsalfläche ist glatt, die Ventralfläche ist zweigetheilt durch eine senkrecht gestellte Leiste. Rechts zeigt sich ein Abdruck vom Duodenum, links ein solcher von der Niere herrührend. Die Abgrenzung des eng angeschlossenen *Lobus descendens* bleibt durch eine Furche angedeutet. Gegen die Leberpforte ist die Absetzung beider Lappen deutlicher. Der *Lobus descendens* nimmt Antheil an der Bildung der *Impressio renalis*. Das *Lig. coron. dextrum* spaltet sich an der Verwachsungsstelle beider Lappen. Eine rechte Duplikatur dehnt sich abwärts in steiler Richtung auf den rechten Seitenlappen aus (Fig. 23). Die Richtung des serösen Bandes ist durch die abgeänderte Lappenstellung in Mitleidenschaft gerathen.

4) *Lobus descendens*. Der *Processus papillaris*, ansehnlich entwickelt, lehnt sich von rechts her der Speiseröhre an und bildet demgemäß einen Wandtheil der *Impressio oesophagea*, welche bei dorsaler Ansicht einen kreisrunden Ausschnitt darstellt. Der ventral entfaltete Papillarfortsatz zeigt scharf bekantete Flächen, welche dem Magen und Pankreas anlagerten. Der absteigende Theil des *Lobus descendens* ist hochgradig rückgebildet und mit dem *Lobus lateralis dext.* verschmolzen. Das *Lig. coronarium* erstreckt sich in primitiver Weise über die Dorsalfläche des Lappens und springt an dessen caudalem Rande auf die Hohlvene über und gestaltet sich dadurch zum *Lig. hepato-cavo-phrenicum*.

Die Leber von *Avahi laniger* enthält an ursprünglichen Zuständen die Beschränkung des *Lobus lateralis sinister* auf die linke Körperhälfte und die senkrechte Stellung beider Schenkel des *Lig. coronarium*. Abweichungen vom ursprünglichen Verhalten liegen vor: 1) in der Abgliederung des zungenförmigen Fortsatzes des *Lobus centralis sinister*, welcher in die *Incisura venae umbilicalis* sich einschiebt, 2) in der Überbrückung des *Sulcus venae umbilicalis*, 3) in der starken Rechtsentfaltung des *Lobus centralis dexter*, 4) in dem

Ausschließen der Gallenblase von der Lage an der Oberfläche der Leber, 5) in der Absonderung des Lobus lateralis dexter vom rechten Centrallappen, 6) in der Verwachsung des Lobus descendens mit dem rechten Seitenlappen und in der Rückbildung des absteigenden Theiles des Lobus descendens. In der Art der Impressio oesophagea drückt sich eine Mittelstellung von Ursprünglichem zu Umgewandeltem aus.

Avahi stellt sich bezüglich des Lobus lateralis sinister an die Seite von Nycticebus der Fig. 4, zeigt unter den bisher aufgeführten Formen den höchsten Grad der Umwandlung bezüglich der Rechtsentfaltung des Lobus centralis dexter, der senkrechten Stellung des Lobus lateralis dexter, in so fern sie die gleichzeitige Rückbildung des Lobus descendens im Gefolge führt. Die steile Haltung des rechten Seitenlappens ohne Verwachsung mit dem Lobus descendens ist auch bei Peridicticus (Figg. 10, 11) angetroffen worden. Während die Überbrückung des Sulcus venae umbilicalis auch bei anderen Halbaffen vorliegt, steht die Umwachsung der Gallenblase durch das Leberparenchym für Avahi einzig da.

#### 8. Mikrocebus Smithii.

Die Rückbildung des Lobus descendens hat an der Leber dieses Thieres den höchsten Grad erreicht. Die winzigen Restbestände ragen zum Theil dorsal von der Pforte als warzenförmige Anhänge herab, zum Theil sind sie dem rechten Seitenlappen einverleibt worden. Eine Grenze zwischen den verwachsenen Lappen ist nur noch in der Nähe der Pforte erhalten geblieben. Das Eintreten der Hohlvene in die einheitlich gewordenen Lappen, sowie das seröse Doppelblatt, welches in primitiver Weise an der Dorsalfäche der Cava inferior sich anheftet, lassen das Gebiet des Lobus descendens erkennen.

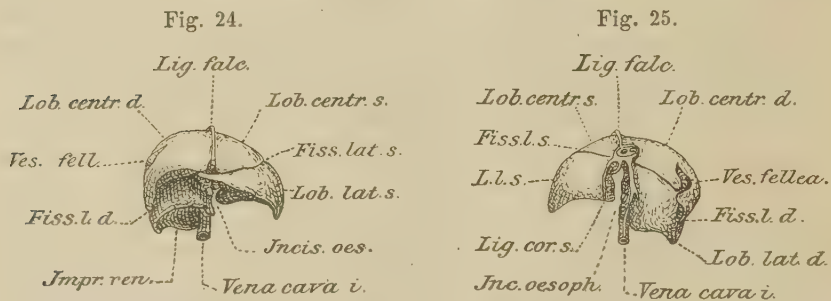
Die Leber von Mikrocebus gewinnt außerdem Interesse durch das Verhalten des linken Seitenlappens. Er lässt eine Rechtsausdehnung in den ersten Anfängen erkennen. Ferner ist der rechte Stammlappen bemerkenswerth: Die in ihn eingelagerte Gallenblase ist in querer Richtung tief in ihn eingelassen. Der Grund der Gallenblase kommt an der dorso-lateralen Oberfläche zum Vorscheine. Ein solcher Zustand dürfte demjenigen bei Avahi vorausgegangen sein. Die Leber hat sich hauptsächlich in querer Richtung entfaltet. Neben diesem fortgeschrittenen Verhalten erhielt sich eine recht an-

sehnliche Incisura oesophagea, bestehen senkrecht gestellte Schenkel des Lig. coronarium.

Ursprüngliches und Weitergebildetes bestehen also auch hier neben einander.

Bei dem speciellen Verhalten der einzelnen Abschnitte, welche mit denen bei Avahi und anderen Formen oft übereinstimmen, brauchen wir nur kurz zu verweilen.

1) Stammlappen (Lobus centralis). Das Größenverhältnis zwischen linkem und rechtem Abschnitte entspricht dem bei Avahi. Es besteht am Vorderrande eine deutliche Incisura venae umbilicalis. Der Suleus venae umbilicalis ist wie bei Avahi in größerer Ausdehnung überbrückt. Von der Brücke drängt sich ventralwärts ein zugespitzter Fortsatz zur Incisura venae umbilicalis vor. Die seit-



Leber von *Microcebus Smithii*.  $\frac{1}{4}$ .

Ansicht von der ventralen Fläche aus.

Ansicht von der dorsalen Fläche aus.

lichen, tief bis zur Pforte vordringenden Spalten, welche die Grenzen gegen die Seitenlappen herstellen, fallen nahezu in eine horizontale Ebene. Der linke Stammlappentheil (*l.c.s*) ist von der Intestinalfläche gänzlich ausgeschlossen; denn der linke Seitenlappen lehnt sich ihm an. Am rechten Stammlappen prägten sich Duodenum, Dickdarm und Dünndarmschlingen ab. Die Gallenblase lagerte sich von der Pforte aus in rein querer Richtung der Unterfläche ein; sie ist, wennschon in ganzer Ausdehnung noch sichtbar, doch tief in das Parenchym eingelassen und von wulstförmigen Fortsätzen überlagert. Der Fundus vesicae felleae erreichte an der rechten Dorsalfläche die konvexe Oberfläche; er berührt das Zwerchfell. Vom freien Rande des Lappens zieht ein 0,5 cm langer Einschnitt aufwärts. Der Einschnitt ist von scharfen Rändern umgeben (s. Fig. 25). Der rechte Seitenlappen berührt den rechten Centrallappen im ganzen

Gebiete der Einlagerung der Gallenblase, so dass diese nur nach Entfernung des rechten Seitenlappens sichtbar wird.

Die untere Hohlvene verlässt die Leber nach der Aufnahme der Lebervenen am Dorsalrande des rechten Stammlappens, rechts vom Übergange des Lig. falciforme in das Lig. coronarium.

2) Lobus lateralis sinister. Er zeichnet sich aus durch einen schmalen, horizontal gestellten Fortsatz, welcher die Medianebene überschreitet und sich der Unterfläche des rechten Stammlappens anlehnt, die Brücke über die Furche der Nabelvene, sowie den von ihr ausgehenden spitzen Fortsatz von unten her deckt. Der untere, dorsale Lappenrand ist horizontal gestellt. Senkrecht zu ihm befindet sich der die Incisura oesophagea bildende Rand. Diese erreichte die Hälfte der Höhe der Leber. Das Lig. coronarium sinister. verläuft unweit der Incisura oesophagea über den Lappen steil bis zum Unterrande herab. Der Intestinalfläche lagern Cardia und Magen ein.

3) Lobus lateralis dexter. Er hat den absteigenden Theil des Lobus venae cavae in sich aufgenommen. Das setzt voraus, dass er bis in den Bereich desselben sich ausgedehnt hat. Gemeinsam mit dem Lobus descendens stellt er einen breiten, hinteren Pfeiler auf der rechten Leberhälfte dar, welcher die Hälfte des Querdurchmessers des Organs misst. Er ist nahezu würfelförmig. Eine obere Fläche berührt den rechten Centrallappen bis zur rechten Seite. Eine seitlich-dorsale Fläche ist der hinteren Bauchwand angepasst. Eine vordere Fläche stellt sich steil gegen die Intestinalfläche des rechten Centrallappens und fällt in die Frontalebene. Diese Fläche ist glatt (Fig. 24). Senkrecht gegen sie sowie gegen die dorso-laterale Fläche richtet sich die untere, sehr stark ausgehöhlte Wand. In sie waren rechte Niere und Nebenniere eingelagert. Diese erstreckt sich aber hauptsächlich auf die mediale, stark ausgehöhlte Fläche, welche vor der Impressio suprarenalis noch die Eintrittsstelle der Vena cava inferior trägt. Scharfe Ränder kommen der Unterfläche vorn, seitlich und hinten zu. Medial liegt ein Übergang der unteren zur medialen Fläche vor. Die Umwandlung der Incisura oesophagea übernimmt der von der Hohlvene durchsetzte Lappen-theil (Fig. 25). Das Lig. coronarium dextrum erstreckt sich über die Dorsalfläche in caudaler Richtung. Es spaltet sich in zwei Doppelblätter, von denen das rechte an der Dorsalfläche des Lobus lateralis dexter nach kurzem Verlaufe endigt, das linke bis auf die Dorsalfläche der Hohlvene fortgesetzt ist. Diese beiden Ab-



schnitte, verglichen mit dem Verhalten bei Avahi (Fig. 23), deuten die Gebiete der verschmolzenen Lappen an.

Der rechte Seitenlappen überragt alle übrigen Abschnitte der Leber in caudaler Richtung; er hat die Stelle des reducirten Lobus descendens übernommen.

4) Lobus descendens. Hinter der Leberpforte springen einige kleine warzenförmige Gebilde hervor, welche auf den Basalabschnitt des Hohlvenenlappens zu beziehen sind. Ein kleiner, nach links gerichteter, horizontal gestellter Fortsatz ist nach der Lage zum Ösophagus der Proc. papillaris; er liegt caudalwärts von demselben.

Das Organ von Mikrocebus gewinnt durch die völlige Verschmelzung des Lobus lateralis dexter mit dem Lobus descendens an Bedeutung. Es liegt hier das Ende eines Processes vor, welcher bereits bei Avahi weit geführt war. Die tiefe Einlagerung der Gallenblase in den rechten Stammlappen darf hinwiederum als ein Vorstadium des Zustandes bei Avahi betrachtet werden, bei welchem die Gallenblase von der Leberoberfläche gänzlich ausgeschlossen ist. In der Rechtsausdehnung des linken Seitenlappens schließt sich Mikrocebus an den ganz indifferenten Zustand von Avahi an, hat diesen aber verlassen. In den mit der Ausbildung einer Incisura oesophagea zusammenhängenden Erscheinungen steht Mikrocebus tiefer als Avahi.

Das gleichzeitige Auftreten von Einfachem und höher Gestaltetem ist an der Leber aller Halbaffen nachweisbar. Diese Thatsache erklärt sich aus der Viellappigkeit des Organs, sowie aus den mannigfaltigen Beziehungen der einzelnen Abschnitte zu den zahlreichen Nachbarorganen der Bauchhöhle. Die hiermit zusammenhängenden Schwankungen an der Leber treten jedoch über einen gewissen Rahmen nicht hinaus.

## 9. Otolicnus.

HOEKEMA KINGMA<sup>1</sup> lehnte sich ziemlich genau an DUVERNOY's<sup>2</sup> Darstellung der Säugethierleber an und gab uns dem entsprechend eine zutreffende Beschreibung von der Lappenbildung von Otolicnus Peli. Er unterschied einen zweigetheilten Hauptlappen, welchem

<sup>1</sup> P. HOEKEMA KINGMA, Eenige vergelijkend-ontleedkundige aantekeningen. Eene academische proeve. Leiden 1855.

<sup>2</sup> G. L. DUVERNOY, Ann. des sciences natur. sec. série. T. IV.

rechts und links je ein seitlicher Lappen sich verband. Der linke Seitenlappen war groß, der rechte klein. An der Unterfläche des letzteren wurde dorsal ein eingekerbter größerer Lappen wahrgenommen, welcher der Lobus caudatus ist.

Die Trennung der Leber in die centralen und die lateralen Lappen ist bei *Otoliemus crassicaudatus* nach P. RATHKE (1896) theilweise vollendet. Der rechte laterale Lappen ist am schärfsten abgesetzt.

Die Leber von *Otoliemus* besitzt nach ZUCKERKANDL<sup>1</sup> sechs Lappen, wobei der Lobus pyramidalis (*Processus omentalis lobi venae cavae*) als selbständiger Lappen aufgeführt wird. Außerdem ist von einem Lappen die Rede, welcher zwischen Lobus sinister und Lobus intermedius (Stammlappen) sich findet und mit dem Lobus intermedius am stumpfen Leberrande breit verwachsen ist.

In den äußeren Formverhältnissen der Leber bestehen bei den Halbaffen viele Übereinstimmungen. Die Punkte der Übereinstimmung liegen in den Merkmalen, welche überhaupt der Leber niedrig stehender Säugethiere zukommen. Die Prosimierleber besitzt aber auch Formverhältnisse, welche sie von den Organen tiefer stehender Mammalier zu unterscheiden scheint. So gestaltet sich die Leber von Nagethieren, Insectivoren, Raubthieren, so weit meine Erfahrung geht, doch wieder ganz anders als die der Halbaffen, wenn schon sehr oft direkte Anschlüsse der Gestaltung der Leber von Halbaffen an diejenige niederer Säugethiere bestehen. Punkte der Übereinstimmung lassen sich an den Organen der verschiedenen Halbaffen fernerhin darin finden, dass jedwedes genauer untersuchte Organ sich nicht unwesentlich unterscheidet von der Leber höherer Primaten. Und diese Merkmale sind für alle Prosimier indifferentere Natur. Berührungspunkte zwischen Prosimiern und den Affen bestehen nichtsdestoweniger; sie werden vermittelt durch die Organe bei Platyrrhinen.

Die Formverhältnisse der Leber sind bei den Halbaffen andererseits sehr verschiedenartig. Die gefundenen Unterschiede entsprechen etwa den weit aus einander liegenden Stellungen, welche die einzelnen Arten im Systeme einnehmen. Die Verschiedenheiten sind sowohl genereller als auch individueller Natur. Sie sind nur

<sup>1</sup> ZUCKERKANDL, Zur Anatomie von *Chiromys madagascariensis*. Wien 1899.

dann ganz zu würdigen, wenn man das Ursprüngliche der einzelnen Organmerkmale kennt. Das primitive Verhalten ist aber erhalten am Organe der auch im Systeme tief stehenden Halbaffen. Wir finden es bei *Nycticebus*, *Peridicticus*, *Stenops*. Veränderungen stellten sich an der Leber von *Tarsius*, *Chiromys* und *Lemur* ein, bei Formen, welche, wie die beiden ersteren, vom Stamme sich weit entfernten. Nichtsdestoweniger erhielt sich auch hier und dort das Primitive. Mag auch im Großen und Ganzen die Abänderung am Organ mit der Stellung dessen Besitzers im Systeme im Einklange sich befinden, für den einzelnen Fall trifft das dennoch nicht zu. So entfernte sich der Thatbestand, bei *Chiromys* und *Lemur* gefunden, in der That sehr erheblich von dem indifferenten Verhalten bei *Nycticebus*, indessen der Befund bei *Tarsius* an das letztere sehr viel enger anknüpfte, als es die abgesonderte Stellung von *Tarsius* erwarten ließ. Das Organ von *Chiromys* zeigte Umformungen, welche an diejenigen bei den Simiern erinnern. Individuelle Schwankungen bestehen bezüglich der Gestalt der Leber unzweifelhaft in einem größeren Umfange. Über die Größe derselben wissen wir vorläufig nichts Genaues. Die Varietäten ließen sich meistens auf ihren morphologischen Werth hin beurtheilen, und zwar immer dann, wenn der Bauplan von *Nycticebus* als Maßstab herangezogen wurde. Als eine auffallende Art von Verschiedenheit muss die an den Lebern der Gattung *Lemur* aufgefundene bezeichnet werden. Die Verschiedenheit konnte eher als eine individuelle als generelle hingestellt werden, da die untersuchten Thiere als nächst verwandt anzusehen sind. Die großen Differenzen an den Organen betrafen trotzdem sehr bedeutsame Punkte.

Die Einrichtungen bei den Halbaffen sind der Wegweiser für das Verständnis der Organe der *Platyrrhinen*.

Nachdem die allgemeinen Gesichtspunkte, welche auf die äußeren Formverhältnisse der Prosimierleber sich beziehen, in der Einleitung Erwähnung gefunden haben, nachdem die Einzelbefunde in dem zweiten Abschnitte vorgeführt worden sind, bleibt die dankbare Aufgabe übrig, die verschiedenen wichtigen anatomischen Einrichtungen an der Leber je für sich zu behandeln. Die Befunde vom genetischen Standpunkte aus zu ordnen, das heißt, an das Indifferente stets das Weitergebildete anzureihen, bleibt auch hier der Hauptzweck urtheilsvoller Arbeit. Nicht alle anatomischen Einzelheiten lassen sich vor der Hand hier derartig gruppieren und beurtheilen.

Diejenigen, für welche ein gewisses Verständniss gewonnen ist, sollen jedoch in der gedachten Weise nochmals behandelt werden.

1) Der durch die Speiseröhre entstandene Einschnitt (*Incisura oesophagea*). Er ist am mächtigsten bei dem tief im Systeme stehenden *Nycticebus* entwickelt. Auf Fig. 5 dringt er bis an die Grenze des oberen Viertels der Höhe der Leber empor. Bei *Lemur nigrifrons* auf Fig. 17 liegt ein ähnliches Verhalten vor. Der *Lobus descendens* und der *Lobus lateralis sinister* bilden die steil abfallenden Wandungen des Einschnittes. Weniger hoch sind die Wandungen bei *Nycticebus* auf Fig. 7 und auf Fig. 8. Auch die Steilheit derselben ist geringer. Bei allen anderen Thieren ist die *Incisura oesophagea* viel weniger hoch. Die Erscheinung kommt in der Regel dadurch zu Stande, dass der linke Seitenlappen den Tiefstand verliert, welchen er mit dem *Lobus descendens* Anfangs getheilt hat. Letzterer kann in seinem alten Zustande verharren. Das ist der Fall bei *Peridicticus* auf Fig. 11, wo der *Lobus lateralis sinister* sich hakenförmig um den Ösophagus herum legt und dabei schmal und verkümmert ist, während der *Lobus descendens* weiter sich heraberstreckt. Ein etwas indifferenteres Verhalten hat sich bei *Mikrocebus* auf Fig. 25 erhalten, wo der linke Seitenlappen, wenn schon viel weniger weit als der *Lobus descendens* herabragend, doch wenigstens noch eine steil abfallende Wandung für die *Incisura oesophagea* abgibt.

Der linke Wandpfiler der *Incisura oesophagea* hat sich bei *Avahi laniger* auf Fig. 23 etwas weiter zurückgezogen. Er fällt dabei auch nicht mehr so steil ab wie bei *Mikrocebus*, sondern ist gegen die Speiseröhre mit einer in cranio-caudaler Richtung konkaven Fläche gerichtet. Die Ösophagealspalte ist um ein Bedeutendes breiter geworden. Die Breite nimmt etwa den fünften Theil des Querdurchmessers der ganzen Leber ein. Bei *Mikrocebus* beträgt die Spalte etwa nur den zwanzigsten Theil des letzteren. Bei *Tarsius spectrum* der Fig. 19 hat die Höhe der linken Wandfläche sich wiederum um ein Erhebliches vermindert. Die Breite der Ösophagealspalte indessen ist ansehnlicher geworden; sie beträgt etwas mehr als den vierten Theil der Breite des Gesammtorgans. Die *Incisura oesophagea* ist zu einer tieferen Nische geworden. Der *Lobus descendens* ist auch bei *Tarsius* der Fig. 19 nicht mehr ganz senkrecht gestellt; er neigt in seinem Abfalle zugleich nach der rechten Seite hin.



An Stelle einer Incisur ist bei Tarsius der Fig. 20 vollends ein einfacher, flacher Abdruck getreten, indem der untere Dorsalrand des Lobus lateralis sinister von der Impressio oesophagea sich nach links wendet und dabei als letzte Ausdehnung seiner steilen Wandfläche nur noch eine schräge Richtung innehält. Der rückgebildete Lobus descendens weicht, wie beim erwachsenen Thiere der Fig. 19, nach rechts ab. Das Verhalten beim jungen Tarsius ist das differentere. Die auf die Incisura oesophagea beziehbare Strecke nimmt etwas mehr als ein Drittel der Breite der ganzen Leber ein.

Das Größenverhältnis zwischen der Breitenausdehnung der Incisura oesophagea und derjenigen des Leber-Querdurchmessers bringt bei ungefähr gleichgeformten Organen den Grad der Umwandlung an der Ösophagealspalte gut zum Ausdrucke. Das ist der Fall bei Mikrocebus, Avahi, Tarsius. Der quere Durchmesser der Leber ist hier ungefähr doppelt so groß wie deren Höhenausdehnung. Bei dem Aufnehmen der Höhenmaße dürfen allerdings nicht die spitz in caudaler Richtung auslaufenden Fortsätze der Leber mit in Rechnung gezogen werden, da sie für die Vertheilung der Lebermasse nur wenig in Betracht kommen. Das Verhältnis zwischen der Breite der Incisura oesophagea und der ganzen Leber beläuft sich:

|                              |             |
|------------------------------|-------------|
| bei Mikrocebus . . . . .     | auf 1 : 20, |
| - Avahi . . . . .            | - 1 : 5,    |
| - Tarsius (adult.) . . . . . | - 1 : 4,    |
| - Tarsius (juv.) . . . . .   | - 1 : 3.    |

Das auffallende Ergebnis für Mikrocebus ist darauf zurückzuführen, dass die Incisura oesophagea in ursprünglicher Weise schmal und hoch geblieben ist, indessen die Leber gleichzeitig an Breitenausdehnung beträchtlich gewonnen hat. Letztere kommt auch bei Avahi und Tarsius zum Ausdruck; aber mit ihr zugleich hat auch die Incisura oesophagea an Breitenausdehnung gewonnen. Die Leber von Tarsius juv. steht am Ende der Umwandlung.

Bei den Organen, deren Incisura oesophagea hoch und schmal ist, besteht in so fern eine Übereinstimmung der Form, als die Höhe ungefähr gleich ist dem Querdurchmesser. Hierher gehören Nycticebus, Lemur nigrifrons und Peridicticus. Bei letzterem (vgl. Fig. 11) ist ebenfalls von dem ungewöhnlich langen Lobus lateralis dexter abzusehen. Das Größenverhältnis zwischen den Breitenausdehnungen von Incisura oesophagea und vom Gesamttorgan ist

|                                      |      |
|--------------------------------------|------|
| bei Nycticebus der Fig. 5 . . . . .  | 1:8, |
| - - - - 9 . . . . .                  | 1:7, |
| - - - - 7 . . . . .                  | 1:6, |
| - Lemur nigrifrons der Fig. 17 . . . | 1:8  |
| und - Peridicticus - - 11 . . .      | 1:4. |

Nycticebus und Lemur schließen bezüglich der Gestalt der Lebern sowie der angegebenen Größenverhältnisse enger an einander an. Peridicticus (Fig. 11) nimmt betreffs des Verhaltens der Incisura oesophagea und der Volumsvertheilung sowie des betreffenden Größenverhältnisses eine Zwischenstellung zwischen der erstgenannten Gruppe und Nycticebus-Lemur ein.

Wenn hier durch Zahlen ein gewisser Zustand in dem Vorgange der Umwandlung zum Ausdrucke gebracht werden soll, so müssen viele Momente berücksichtigt werden, weil eingreifende Veränderungen an der Leber vielerorts gleichzeitig vorzuliegen pflegen.

2) Stellung des Ligamentum coronarium hepatis. Die beiden Abschnitte des Ligamentum coronarium befinden sich bezüglich ihrer Stellung in unmittelbarer Abhängigkeit vom Verhalten der Wandungen der Incisura oesophagea. Sie verlaufen nahezu senkrecht über die Dorsalfläche von der Hohlvene aus und endigen am unteren Rande des Lobus lateralis sinister und des Lobus descendens bei den Organen mit hoher Ösophagealspalte. Die senkrechte Stellung des linken Bandabschnittes wandelt sich allmählich in eine schräge um, sobald die Incisura oesophagea an Breitenausdehnung gewonnen hat. Es besteht eine ganz unmittelbare Abhängigkeit der Stellung des Bandes von der Breite der Incisur. Die schräge Stellung kann selbst Andeutungen zu einer Querstellung zeigen, was der Fall ist, sobald die Incisura oesophagea zu einer Impressio oesophagea umgewandelt worden ist.

Die diesbezüglichen anatomischen Befunde lassen sich zwanglos in folgender Weise gruppieren:

a. Nycticebus der Fig. 5. Der linke Abschnitt des Ligamentum coronarium ist nahezu senkrecht gestellt und zieht von der Hohlvene gegen den Unterrand des Lobus lateralis sinister;

b. Lemur nigrifrons der Fig. 17. Der linke Theil des Ligamentum coronarium zieht senkrecht über die Rückenfläche des linken Seitenlappens bis zu dessen unterem Rande;

c. Mikrocebus der Fig. 25. Das entsprechend dem Verhalten des Lobus lateralis sinister verkürzte linke Kranzband nimmt eine

senkrechte Stellung ein, verläuft parallel der Längsachse der Incisura oesophagea;

d. *Nycticebus* der Fig. 7. Der linke Abschnitt des Ligamentum coronarium weicht im Verlaufe nach unten nicht unerheblich nach links hin ab. Er bildet mit der Senkrechten einen Winkel von etwa 30 Graden;

e. *Peridicticus* Potto der Fig. 11. Das linke Ligamentum coronarium geht in der Höhe der Kuppel der Incisura oesophagea ab, erstreckt sich bogenförmig nach links und schließlich senkrecht zum Unterrande des linken Seitenlappens. Es ist also im oberen Theile stark nach der linken Seite abgewichen und bildet hier mit der Senkrechten einen Winkel von etwa 47 Graden;

f. *Avahi* laniger der Fig. 23. Das Ligamentum coronarium neigt sich gleich am Beginne stark nach links und erreicht erst nach bogenförmigem Verlaufe den Unterrand des linken Seitenlappens. Es bildet mit der Senkrechten einen Winkel von etwa 50 Graden.

g. *Tarsius spectrum* der Fig. 19. Das Verhalten der Quer- und Schrägstellung ist noch auffallender geworden, namentlich dadurch, dass das Ligament kurz vor dem Erreichen des Unterrandes des linken Seitenlappens nochmals eine Linksschwenkung vollzieht. Es bildet mit der Senkrechten einen Winkel von etwa 42 Graden;

h. *Tarsius* der Fig. 20. Das Band erstreckt sich in einer Gesamtausdehnung nach links und abwärts. Eine senkrechte Haltung ist ihm in allen Abschnitten verloren gegangen. Es bildet mit der Senkrechten einen Winkel von etwa 40 Graden;

i. *Chiromys* (pag. 502). Das Ligamentum coronarium ist an dem in die Breite ausgewachsenen Organe beinahe quer gestellt.

Der rechte Schenkel des Ligamentum coronarium hepatis bewahrt viel strenger seine senkrechte Stellung. Die anatomische Ursache hierfür liegt in dessen Beziehung zur Hohlvene, auf deren Dorsalfläche er sich in caudaler Richtung forterstreckt. Nichtsdestoweniger haben sich auch Abweichungen des rechten Bandabschnittes bei einigen Halbaffen eingestellt. Eine senkrechte Haltung wird angetroffen bei: *Nycticebus* (Fig. 5), *Lemur nigrifrons* (Fig. 17), *Mikrocebus* (Fig. 25), *Peridicticus* (Fig. 11). Der rechte Abschnitt des Ligamentum coronarium macht eine leichte Biegung nach rechts bei *Nycticebus* der Fig. 7; er ist aber beim Übergange auf die Hohlader im caudalen Abschnitte wieder senkrecht gestellt. Bei *Avahi* (Fig. 23) ist das Band bei senkrechter Stellung im Ganzen etwas nach rechts verschoben. Eine Schrägstellung findet sich bei

Tarsius der Fig. 19, wo der rechte Bandabschnitt von oben her zur medialen Fläche des Lobus descendens gelangt und von dieser aus weiter caudalwärts und nach rechts zur Hohlvene zieht. Die Schiefstellung ist bei Tarsius der Fig. 20 am schärfsten ausgesprochen. Das Band bildet mit der Senkrechten einen Winkel von etwa 40 Graden; es ist demgemäß in gleichem Maße seitlich ausgewichen wie der linke Abschnitt des Kranzbandes. Da der rechte Bandabschnitt caudalwärts auf die Hohlader übergreift, so muss diese bei Schiefstellung des Bandes ebenfalls etwas weiter rechts gelagert sein als wie im ursprünglichen Verhalten.

3) Ursachen für die Umwandlung der Ösophagealspalte in eine Impressio oesophagea. Der Übergang des einen Befundes in den anderen Zustand zog die Ablenkung der Schenkel des Ligamentum coronarium aus der senkrechten Stellung in eine schräge nach sich. Für beiderlei Erscheinungen müssen demgemäß gleiche, gestaltende Bedingungen bestehen. Eine dieser Bedingungen ist aus dem Verhalten der Organe selbst abzulesen. Sie beruht in der Größenzunahme des Querdurchmessers gegenüber der Höhe des Organs. Bei dem Aufnehmen der Maße hat das Massiv der Leber in Rechnung zu kommen. Die schlanken Fortsätze, welche in caudaler Richtung die Höhe der Leber zuweilen sehr ansehnlich werden lassen, müssen unberücksichtigt bleiben, da sie über die Vertheilung der Masse der Leber nach Breite und Höhe täuschen. Das, was der bloße Augenschein ergiebt, bringt auch das Maßverhältnis zum Ausdrucke, wenn die schlanken Fortsätze außer Acht gelassen werden. Es ist bereits erwähnt worden, dass bei dem primitiven Typus der Prosimier-Leber Höhe zur Breite sich etwa verhalten wie 1 : 1, dass bei dem Schlage der sekundär veränderten Leber das Größenverhältnis etwa 1 : 2 (oder 1,5) ist. Als Beispiel für den ersten Typus seien die Organe von *Nycticebus* (Figg. 4—9) und *Lemur nigrifrons* (Fig. 17) angeführt. Hier nehmen alle Lappen an der Höhenbildung Antheil; sie bestehen nicht als spitz auslaufende Anhänge wie bei dem zweiten Schlage von Lebern. Als Beispiel für diesen sei die Leber von *Mikrocebus* (Figg. 24, 25), *Ava hi* (Figg. 22, 23) und *Tarsius* (Figg. 18—21) genannt. Ziehen wir bei *Peridicticus* (Figg. 10, 11) das Hauptmassiv der Leber in Betracht, absehend von dem langen schlanken Lobus lateralis dexter, so ist das Verhältnis von Höhe zur Breite 2 : 3. Es ist nach meinem Dafürhalten ganz fraglos, dass die Leber in den oberen cranialen Theilen an Volum



allmählich zunimmt, während die caudalen Abschnitte verkümmern. Ein Vergleich der extremen Formen, wie sie bei *Nycticebus* und bei *Tarsius* und *Avahi* sich finden, lässt kaum einen Zweifel bestehen. Die Vertheilung der Hauptmasse der Leber in die Quere ist bei der verringerten Höhe verständlich.

Nehmen wir die Abnahme der Höhe auf Kosten der Zunahme an Breite der Leber als Thatsache an, so erhebt sich für uns fernerhin die Frage nach den Ursachen dieses allmählichen Umwandlungsprocesses. Wir werden hier auf die Gesamtorganisation der in Betracht kommenden Thiere verwiesen. Wenn schon auch hier die organischen Vorgänge sich nicht schablonenmäßig einfach gestalten, vielmehr vielfache Wechselbeziehungen zwischen den Organen bei jedem Einzelwesen sich neu einzustellen vermögen, so wird doch eine tief eingreifende Verschiedenheit an vielen Organen und eben so an der Leber durch das verschiedene Verhalten des Rumpfaufbaues verursacht worden sein. Ich weise auf die Zusammensetzung des thoraco-lumbalen Rumpfabschnittes hin. Er enthält bei *Nycticebus* mehr Segmente als bei *Tarsius*. Es ist nachgewiesen worden, dass eine allmähliche Verminderung um thoraco-lumbale Segmente bei den Halbaffen besteht<sup>1</sup>. Dieser Vorgang bedeutet im Großen und Ganzen auch eine relative Verkürzung des Rumpfes in Bezug auf den ganzen Stamm. Es steht die allmähliche Abnahme der Höhenausdehnung der Leber nach meiner Ansicht in einer direkten Beziehung zur segmentalen Verkürzung des Rumpfes der Halbaffen. Ich stelle mir vor, dass die Leber an Breitenausdehnung das hat wiedergewinnen müssen, was sie an Höhe eingebüßt hat. Die segmentale Verkürzung betraf bei den Halbaffen im Aufbaue der Wirbelsäule im höchsten Falle fünf Segmente. Diese Anzahl ergab sich beim Vergleiche von *Nycticebus* mit 24 und *Tarsius* mit 19 thoraco-lumbalen Wirbeln. Sehr auffallend ist der reiche Ausfall von distalen Segmenten am *Musc. rectus thoraco-abdominalis*, worin die segmentale Verkürzung der vorderen Wandung des Abdomens sich ausspricht. Bei *Nycticebus* wird als letzter zum Muskel ziehender thoraco-lumbaler Spinalnerv der 18., bei *Chiromys* der 12. getroffen. Es sind also bei letzterem im Vergleiche mit *Nycticebus* sechs Myomerenabschnitte verschwunden (man vgl. *Morph. Jahrbuch*. Bd. XVIII. pag. 263).

---

<sup>1</sup> Der Verkürzungsprocess am Rumpfe von Halbaffen. *Morph. Jahrbuch*. Bd. XVIII.

Die Reichhaltigkeit von Rumpfsegmenten deutet auf ein ursprüngliches Verhalten hin. Eine solche fällt aber zusammen mit der stattlichen Höhenausdehnung der Leber bei *Nycticebus*. Die geringere Anzahl von Rumpfsegmenten ist als ein sekundärer Befund gedeutet worden. Er fällt mit der Höhenabnahme und Breitenzunahme der Leber, z. B. bei *Tarsius* und *Chiromys*, zusammen.

Die Umwandlung der Ösophagealspalte in eine einfache *Impressio oesophagea* bei den Halbaffen kann, wie die nur kurz hier angedeuteten Thatsachen es anzunehmen erlauben, in letzter Instanz auf die stattgefundene, segmentale Verkürzung des Rumpfes zurückgeführt werden. Die Änderung in der Stellung der Schenkel des *Lig. coronarium hepatis* findet in gleicher Weise ihre Erklärung.

Der gleiche Process, welcher sich durch die ganze große Abtheilung der Herrenthiere verfolgen lässt und hier allerdings um Vieles hervorstechendere Zustände zeitigt, spielt sich in geringerem Umfange auch innerhalb der Halbaffen ab.

#### 4) Stammlappen.

a. Die Hauptlängsfurche bleibt im Dorsalabschnitte offen; denn hier heftet sich das *Ligamentum hepato-gastro-oesophageum* fest. Der ventral von der Pforte befindliche Abschnitt wird in offenem Zustande angetroffen bei *Nycticebus* (s. pag. 487), *Chiromys* (pag. 503), *Lemur nigrifrons* (pag. 516). Eine Verwachsung der Furchenränder kommt in verschiedenem Maße zu Stande. Vor der Pforte ist die Verwachsung eingeleitet bei *Mikrocebus*. In ganzer Ausdehnung, von der Pforte an bis zum Ventralrande der Leber, vollzog sich die Verlöthung bei *Lemur mongoz* (pag. 510). Eine Grenzfurche hat sich zwischen den verwachsenen Flächen erhalten. Bei *Avahi* liegt eine Überbrückung der Furche ohne Erhaltung von Verwachsungsstellen vor. Das *Ligamentum venae umbilicalis* gelangte dadurch, von Lebersubstanz völlig umwachsen, in einen Kanal, welcher an der Pforte sowie an der *Incisura venae umbilicalis* je einen Zugang sich bewahrte.

Die Überbrückung der *Fossa venae umbilicalis* durch die Verwachsung der sie begrenzenden Wälle stellt sich bei den Halbaffen in gleicher Weise wie bei den Affen ein. Die Ursache für diese Erscheinung wird für Beide eine gleiche sein. Sie ist zu suchen in der Lage der Grube an derjenigen Stelle der Intestinalfläche der Leber, welche bei den Athmungsverschiebungen die geringsten Verschiebungen erfährt. Die sich berührenden Furchenränder finden

Gelegenheit, allmählich zu verschmelzen. Diese könnte nicht geboten sein, wenn gegenseitige Verschiebungen der median gestellten Flächen stattgefunden hätten, wie sie für diejenigen Flächen anzunehmen sind, welche die Incisurae interlobares laterales bilden. Wir können demgemäß auch aus dem Zustande der Verwachsung der Leberflächen auf die Ruhelage schließen, welche die betreffenden Stellen während der Athmung zeigen.

b. Die Incisura venae umbilicalis schneidet tief in den Vorder- rand der Leber ein, wenn die beiden Abschnitte des Stammlappens in ventraler Richtung sich frei entfaltet haben. Das ist der Fall bei *Nycticebus* der Fig. 4, *Lemur* der Fig. 16 und bei *Avahi* der Fig. 22. Der Einschnitt wird seichter und bildet sich zurück überall da, wo der linke Seitenlappen der Incisura venae umbilicalis sich von unten her anlagert. Solches wird angetroffen in den ersten Stadien bei *Nycticebus* der Fig. 6 und bei *Mikrocebus* der Fig. 24, in höherer Ausbildung bei *Nycticebus* der Fig. 8, bei *Chiromys* der Fig. 13 und bei *Tarsius* der Fig. 18, in vollendeter Gestalt aber bei *Peridicticus* der Fig. 10.

Der Grund für das allmähliche Verschwinden des Nabelvenen-Einschnittes liegt hier in der eingreifenden Äußerung eines nachbarlichen Leberabschnittes auf denselben.

c. Der linke Abschnitt des Stammlappens schwankt in Größe und in der Ausdehnung nach ventraler Richtung. Beide Erscheinungen befinden sich in Abhängigkeit vom Verhalten des linken Seitenlappens. Erstens: Die Größe des Lappens ist ansehnlicher, wo derselbe ventralwärts an der Bildung des freien Leberrandes sich theiligt. Sie wird unansehnlicher mit der Ausdehnung des linken Seitenlappens in die rechte Körperhälfte. Diesbezügliche Abstufungen sind von *Nycticebus* der Fig. 4 bis zu *Peridicticus* der Fig. 10 zu verfolgen. Die Verbindungen stellen her: *Avahi*, *Mikrocebus*, *Chiromys* und *Tarsius*. Zweitens: Die allmähliche Ausschaltung des Lappens vom vorderen Leberlappen erfolgte in gleicher Reihenfolge. *Nycticebus* der Fig. 4 und *Lemur* (Figg. 15, 16), *Avahi* (Fig. 22) besitzen noch einen ventral frei auslaufenden Lappen. Bei allen anderen Thieren griff der linke Seitenlappen störend ein. In der Dorsalgegend der Leber liegen überall ungestörte und ungefähr übereinstimmende Verhältnisse vor, in so fern die Incisura lateralis sinistra stets bis gegen die Gabelung des Lig. falciforme zum Lig. coronarium vordringt.

Fortsatzbildungen von der Intestinalfläche gegen die Incisura

venae umbilicalis sind selten. Das als *Proc. linguaeformis* benannte Gebilde bei *Avahi* (Fig. 22) ist das einzige hier aufzuführende.

d. Der rechte Abschnitt des Stammlappens ist durch die Einlagerung der Gallenblase, durch die Nachbarschaft zum wechselvoll gestalteten rechten Seitenlappen und durch die sich einstellende Nachbarschaft des *Lobus lateralis sinister* in größerem Maße Schwankungen unterbreitet.

Die *Fossa vesicae felleae* liegt an der Intestinalfläche in ganzer Ausdehnung von der Leberpforte an bis zum *Fundus vesicae felleae* frei zu Tage bei *Tarsius juv.* und *Mikrocebus*. Bei letzterem ist der Gallenblasengrund jedoch tiefer in das Parenchym eingelassen (Fig. 25), wodurch die Grenzlappchen (Flügelalppchen) in die Erscheinung treten. Bei *Peridicticus* ist die *Fossa vesicae felleae* in ganzer Ausdehnung von Flügelalppchen umwallt, was einer Tieferlagerung der Gallenblase entspricht. Der Zugang zur Grube ist bei *Tarsius adult.* von der Intestinalfläche aus durch eine enge Spalte gegeben. Die Spalte kam durch die gegenseitige Berührung der Flügelalppchen zu Stande. Der *Fundus vesicae felleae* ist bei *Nycticebus* der Fig. 4 von mächtigen Flügelalppen umgeben. Die Gallenblase ist bei *Avahi* von der Leber völlig umgeben, so dass sie an deren Oberfläche nirgends mehr zum Vorschein kommt. Hiermit ist ein Endstadium des Umwachsungsvorganges der Gallenblase vom Leberparenchym erreicht.

Die Ausdehnung der Gallenblase von der Pforte bis zur konvexen Oberfläche der Leber ist allem Anscheine nach ursprünglich eine dorso-ventrale. In dieser Richtung liegt sie bei *Nycticebus*, *Chiromys* und *Tarsius* vor. Bei *Peridicticus* ist die Ausdehnung eine schräg-, bei *Mikrocebus* ist sie eine quergestellte geworden. Die Ursachen für diese Lageveränderung ist mir nicht bekannt. Sie dürften jedoch in den jeweilig auftretenden nachbarlichen Beziehungen zwischen Darmtheilen und der Intestinalfläche der Leber zu suchen sein. Hierauf wird man durch die Thatsache hingewiesen, dass der Magen die Ausdehnung nach der linken Körperhälfte nicht gestattet.

Die Antheilnahme des rechten Stammlappens an der Bildung des Vorderrandes der Leber besteht bei *Nycticebus* der Fig. 4 im ursprünglichen ausgedehnten Maße. Dasselbe ist bei *Lemur* (Figg. 15, 16) der Fall. Der Ausschluss von dieser Antheilnahme kann ein vollständiger sein; er vollzieht sich stets unter Ausdehnung des linken Seitenlappens nach rechts hin. Die ersten Andeutungen zeigt



Mikrocebus (Fig. 24). Bei Chiromys (Fig. 13) ist der Ausschluss links von der Incisura venae umbilicalis beträchtlicher geworden. Nycticebus der Fig. 8 zeigt eine Weiterbildung. Bei Tarsius (Figg. 18, 21) ist der Ausschluss weit vorgeschritten, und bei Peridicticus (Fig. 10) schließt der rechts verschobene Lobus lateralis sinister den rechten Centrallappen von der Betheiligung an der Bildung des Vorderrandes vollständig aus.

Es liegt hier eine geschlossene Entwicklungsreihe vor. Die Ursache für die Umbildung am rechten Abschnitte des Stammlappens liegt in der Ausdehnung des linken Seitenlappens in fremdes Gebiet. Die Ursachen für letztere Erscheinung bleiben vorläufig unbekannt.

Ausdehnung nach rechts und vorn. Sie steht in Wechselbeziehung mit dem Rückzug des rechten Seitenlappens in dorsaler Richtung, womit der Stammlappen den Abschluss der Leber zu bilden beginnt. Das ursprüngliche Verhalten ist bei Nycticebus, Lemur, Chiromys zu finden. Bei Peridicticus (Figg. 10, 11) nimmt der Stammlappen den Platz ein, an welchem wir bei jenen Thieren den rechten Seitenlappen antreffen. Dieser ist bei Peridicticus auf die Dorsalgegend beschränkt, hier aber in caudaler Richtung stärker entfaltet. Ein sehr viel reinerer Befund liegt bei Avahi (Figg. 22, 23) vor, in so fern der linke Seitenlappen keine Veränderungen am rechten Stammlappen erzeugt hat. Dieser greift als einziger Leberabschnitt weit nach rechts und vorn aus, bildet hier die Grenzen. Der rechte Seitenlappen ist auf die Dorsalgegend beschränkt und ragt hier als schlanker Fortsatz caudalwärts. Mikrocebus (Figg. 24, 25) verhält sich in so fern etwas primitiver als der rechte Seitenlappen, obschon auf die Dorsalgegend beschränkt, sich in derselben weiter lateralwärts erstreckt und die kompensatorische Umbildung zu einem schlanken caudalen Anhang nicht eingegangen ist. Der rechte Stammlappen stellt aber auch hier den seitlichen und ventralen Abschluss der Leber her.

Fortsatzbildungen, welche von der Intestinalfläche ausgehen und gegen die Fossa venae umbilicalis sich ausdehnen, scheinen nur selten vorzukommen. Bei Mikrocebus wurde ein spitzer derartiger Fortsatz angetroffen.

## 5) Linker Seitenlappen.

a. Die auch durch diesen Lappen umwandete Incisura oesophagea ist in ihren Umwandlungen bei den Halbaffen auf pag. 537

bis 540 besprochen worden. Die dort hervorgehobenen Einzelheiten sind hier wieder heranzuziehen, um die Veränderungen des Lappens in sehr gewichtigen Punkten zu verstehen. Sie bestanden erstens in der allmählichen Höhenabnahme der linken Wandstrecke der *Incisura oesophagea*, zweitens in der Schrägstellung der verkürzten Wand. Das Endergebnis dieser Umgestaltung war die Überführung des Einschnittes in den Eindruck, welcher durch die Speiseröhre an der Leber verursacht wurde. Als Ausgangsstadium wurde ein Verhalten angenommen, wie es *Nycticebus* der Fig. 5 zeigte, als Endstadium des Vorganges konnte der Tarsiusbefund der Fig. 20 vorgeführt werden. Als eine Art Zwischenstufe galt der Befund bei *Peridicticus* (Fig. 11), wo Rückbildungen in der Höhenausdehnung des Lappens sich in jenem hakenförmigen Fortsatze äußerten, welcher die Speiseröhre von links und unten her umgriff.

Die am *Ligamentum coronarium* sich äußernden Umwandlungen galten als Folgeerscheinungen der angeführten Zustände. Sie bestanden in der Überführung des senkrecht gestellten Bandes in einen schräg- oder quergestellten Apparat. Als Anfangsverhalten galt das bei *Nycticebus* (Fig. 5) oder *Lemur* (Fig. 17), als Endstadium das bei *Chiromys*.

b. Die ursprüngliche Lage des Lappens wird eine solche gewesen sein, wie sie bei *Nycticebus* (Fig. 4), *Lemur* (Fig. 15, 17) und *Avahi* (Fig. 22) angetroffen wird. Der Lappen schließt sich hier der unteren Fläche des linken Stammlappenabschnittes an und dehnt sich von der linken lateralen Körperwand in ventraler und dorsaler Richtung hin aus.

Die auffallendsten Veränderungen sind die Überschreitungen der ventralen Medianebene durch den Lappen sowie dessen Platznehmen im rechten Hypochondrium. Sie sind oben als Ursachen des Ausschlusses des Stammlappens vom Vorderrande der Leber genau angegeben worden. Der Reihe nach stellten sich die Modifikationen ein bei *Mikrocebus* (Fig. 24), *Chiromys* (Fig. 13, 14), *Nycticebus* (Fig. 8, 9), *Tarsius* (Fig. 18—21), *Peridicticus* (Fig. 10). Bei letzterem hatte der linke Seitenlappen die rechte Seitenwand des Abdomen in der That erreicht. Ich bin außer Stande, bestimmte Gründe für die so augenscheinlichen Verschiebungen in dem natürlichen Gefüge der Leberlappen anzugeben. Ein Zeugnis ablehnender Art gegen die etwaige Annahme einer kompensatorischen Ausbildung des *Lobus lateralis sinister* nach rechts gegenüber der Rückbildung des lateralen Seitenlappens zu einem unansehnlichen schlanken

Gebilde giebt der Thatbestand bei Avahi laniger (Figg. 22, 23) in so fern ab, als hier der Lobus lateralis dexter wohl jenen Rückgang zeigt, der Lobus lateralis sinister aber keinerlei Ausbildungen nach rechts eingegangen ist.

#### 6) Rechter Seitenlappen.

a. Die ursprüngliche Art von Lage und Ausdehnung ist wohl da zu suchen, wo der Lappen im unteren Anschlusse an den Stammlappen von der ventralen bis zur dorsalen Bauchhöhlenwand sich ausdehnt. Das trifft für Nycticebus, Lemur, Chiromys zu.

b. Beschränkung auf die dorsale Körperregion. Sie liegt bei Mikrocebus vor (Figg. 24, 25), wo der rechte Seitenlappen dem rechten Stammlappen von der Medianebene bis zur rechten Körperwand angelagert ist und mit steil abfallender dorsaler und ventraler, viereckiger Fläche versehen ist. Die Ventralfläche bildet mit der Intestinalfläche des Stammlappens eine zur Einlagerung von Darmtheilen bestimmte Nische. Bei Tarsius der Figg. 20 und 21 besteht ein ähnliches Verhalten. Der Lappen ist bei Tarsius der Figg. 18, 19 in lateraler Ausdehnung etwas beschränkter; er dehnt sich nicht mehr bis zur rechten Fläche der Leber aus. Die Berührungsfläche mit dem Stammlappen ist um so viel verkürzt, als dieser nach rechts über den Lobus lateralis dexter mit freiem Fortsatze herausragt. Der Lappen hat eine Formveränderung erlitten; er dehnt sich mittels eines spitzen, unteren lateralen Fortsatzes caudalwärts aus. An seiner Ventralfläche hat sich zugleich eine Trennung in zwei Felder vollzogen, von welchen das rechte Feld an der Bildung der Impressio renalis sich theiligt.

An diesen Befund reihen sich diejenigen Zustände an, welche den rechten Seitenlappen in ein langes, zungenförmiges Anhangsgebilde umgebildet zeigen. Dasselbe bewahrt nahe der Pforte den Zusammenhang mit dem Lobus descendens und dehnt sich im rechten Anschlusse an denselben in caudaler Richtung weit aus. Bei Peridicticus (Figg. 10, 11) und bei Avahi (Figg. 22, 23) sind die Verhältnisse am ausgesprochensten. Die mächtige Entfaltung des Lappens in caudaler Richtung zog bei beiden Formen eine vikariirende Rückbildung des Lobus descendens nach sich, welcher schließlich als unansehnliches Anhangsstück des Lobus lateralis dexter sich uns entgegenstellt.

Der Lappen hat hier seine wichtigsten Eigenschaften, die seiner Lage, eingeüßt. Er hat Merkmale des Lobus descendens ange-

nommen. Sie äußern sich sowohl in der Ausdehnung als auch in der Nachbarschaft zu den Organen der Bauchhöhle. Die rechte Niere hinterlässt regelmäßig einen tiefen Eindruck.

Mit der Beschränkung des Lobus lateralis dexter auf die Dorsalgegend des Körpers erlischt allmählich die Fissura lateralis dextra als breite Spalte. Hier liegt eine unausbleibliche Folgeerscheinung vor. Spuren der Spalte bleiben bestehen, da die Anlagerung des Wurzelstückes des Lobus lateralis dexter an den Stammlappen nicht aufgegeben wird (vgl. Figg. 11 und 23).

c. Die Ausdehnung des Ligamentum coronarium auf die Dorsalfläche des Lappens wird zuweilen angetroffen. Der Ausbildungsgrad des rechten Seitenlappens scheint dabei ohne jeglichen Einfluss zu sein, da die Abzweigungen des Bandes sowohl bei ursprünglich als auch bei umgestalteten Organen vorkommen. Als eine erste Andeutung zweigt sich bei Mikrocebus vom Ligamentum coronarium eine Peritonealduplikatur ab (Fig. 25). Bei Nycticebus der Fig. 5 zieht der Seitenzweig des Bandes bis zum unteren Rande des Lobus lateralis dexter. Steil verlaufend sieht man die Anheftung des abgezweigten Schenkels des Ligamentum coronarium an der Dorsalfläche des zungenförmigen Lappens bei Avahi laniger (Fig. 23). Auch bei Lemur (Fig. 17) liegt die Spaltung vor. Der rechte Schenkel gabelt sich hier sogar aufs Neue; der laterale Abschnitt zieht gegen das Ende der Fissura interlobaris dextra.

Gesetzmäßigkeiten lassen sich, so weit ich es übersehe, aus den differenten Prosimierbefunden nicht ableiten. Immerhin gewinnt der Thatbestand an Bedeutung, in so fern er an das Verhalten bei höheren Primaten Anschluss findet.

7) Der Hohlvenenlappen (Lobus descendens) ist wohl den größten Wandlungen unterworfen. Er gliedert sich im höchsten Grade seiner Ausbildung in drei recht selbstständige Abschnitte. Ein Wurzelstück lagert dorsal von der Leberpforte; es nimmt Antheil an der Bildung der Impressio oesophagea und dehnt sich mittels platter Auswüchse häufig über die Fossa ductus venosi zum Lobus lateralis sinister hinüber aus. Es wird in den verschiedensten Graden der Entwicklung angetroffen. Von diesem Basalabschnitte geht der in den Vorraum des Netzbeutels hereinragende Lobus omentalialis aus. Er ist als Lobus s. Processus papillaris auf den Figuren bezeichnet worden. Eine Spalte kann seinen Stiel vom Wurzelstücke schärfer abgrenzen. Er zeigt einen Stiel, welcher den Abdruck der



kleinen Curvatur des Magens trägt, und eine caudalwärts verbreiterte Platte, an welcher die Bauchspeicheldrüse und oft auch das Duodenum ihre Eindrücke hinterlassen. Die Zierlichkeit des Lobus omentalis ist das Ergebnis der auf ihn einwirkenden Nachbarorgane, namentlich des Magens und des Pankreas. Hinter dem Lobus omentalis und nach rechts von dem Wurzelstücke dehnt sich der eigentliche Lobus descendens aus. Er folgt der Hohlvene, welche er in sich einschließt, und nimmt oft den weitest caudal gelegenen Abschnitt der Leber für sich in Anspruch (Hohlvenenfortsatz). Die wechselvollen Schicksale der drei Abschnitte des Hohlvenenlappens sind die folgenden:

a. Das Basalstück ist bei *Nycticebus* klein. Die Speiseröhre prägte sich an ihm ab. Es bildet hauptsächlich die Impressio oesophagea an der Kuppel der Incisur. Es lagert rechts von der Hauptlängsfurche. Forsatzbildungen fehlen ihm.

Tarsius: Das Basalstück ist als dünne runde Platte über die Fossa ductus venosi nach links ausgedehnt, wo die Anlehnung an den linken Seitenlappen vorliegt. Er giebt der Impressio oesophagea die Wandung (Fig. 21). Das Lig. hepato-oesophageo-gastricum ist durch die Linksausdehnung ebenfalls nach links verschoben. Ein ähnliches Verhalten liegt bei *Peridicticus* vor. Durch die Vergrößerung gewinnt das Basalstück den Hauptantheil an der Bildung der Impressio oesophagea. Auch bei *Avahi* ist die Basalplatte ansehnlich entfaltet, ähnliche Beziehungen zur Impressio oesophagea zeigend.

Mikrocebus: Der Basaltheil des Lobus descendens ist äußerst winzig und hebt sich als freierer Abschnitt nicht hervor.

b. Der Lobus omentalis besteht bei *Nycticebus* in der dem Namen entsprechenden Eigenschaft nicht. Das entsprechende Gebilde ist als ein Lobus s. Processus papillaris abgegliedert, aber klein. Er schließt sich oben dem Lobus descendens an, unter Antheilnahme der Bildung an der rechten Wand der Incisura oesophagea. Es handelt sich hier um ein gut abgegliedertes Stück des Hohlvenenlappens, aber noch nicht um einen freien Lappen, und dem entsprechend um kein in die Bursa omentalis vorspringendes Gebilde.

Tarsius spectrum: Der aus einem Processus papillaris zum Lobus omentalis ausgewachsene Abschnitt gliedert sich in einen Stiel, um welchen sich die Fläche der kleinen Curvatur herumlegt, und in eine caudalwärts angefügte Platte, deren untere Fläche einen Abdruck durch das Pankreas empfangt. Die tief herabragende Endplatte bleibt in caudaler Richtung durch den Lobus descendens überragt.

Die *Curvatura minor* umkreist den Stiel des Fortsatzes von hinten und links nach vorn und rechts, entsprechend der Lage des Magens, welche auf Fig. 21 aus der *Impressio gastrica* abzulesen ist.

*Peridicticus*: Der papillare Fortsatz besteht auch hier als *Lobus omentalis* mit Stiel und Endplatte, an welchen die *Curvatura minor* und Bauchspeicheldrüse die kennzeichnenden Abdrücke hinterlassen haben.

Rückbildungen des Papillarfortsatzes liegen bei *Mikrocebus* und bei *Avahi* vor. Bei ersterem ist ein stecknadelknopfgroßer Vorsprung auf ihn zu beziehen; bei letzterem fehlt jegliche Andeutung eines *Processus papillaris*, geschweige denn eines *Lobus omentalis*.

Zwischenstadien von Ausbildung zum *Lobus omentalis* und völliger Rückbildung liefern die Organe von *Chiromys* der Fig. 14 und *Lemur* (Fig. 15). Sie besitzen wirklich einen warzenförmigen Fortsatz, der sich genau an der Stelle befindet, an welcher der Stiel eines *Lobus omentalis* bei anderen Formen eingepflanzt ist.

Es wäre nicht ohne Interesse, der Frage näher zu treten, ob bei den Thieren ohne einen freien *Lobus omentalis* ein solcher früher einmal ausgebildet gewesen war oder nicht. Für *Nycticebus* möchte ich die Frage verneinen, für *Avahi* und *Mikrocebus* aber bejahen. Sicheres ist allerdings ohne Berücksichtigung entwicklungsgeschichtlicher oder ausgedehnterer vergleichend-anatomischer Untersuchungen kaum auszusagen, zumal es sich hier um einen Organabschnitt handelt, welcher in völliger Abhängigkeit von seiner Nachbarschaft sich befindet.

c. *Lobus descendens* im engeren Sinne. *Nycticebus* (Fig. 4). Die Größe, das weite Herabragen rechts von der Hohlvene lassen den Lappen hier in stattlichster Entfaltung erscheinen. Die örtlichen Beziehungen zur Hohlvene, welche er umwächst, zeugen für primitive Verhältnisse. Der Lappen lehnt sich dem rechten Seitenlappen an. Seine beckenwärts gerichtete Fläche zeigt den Abdruck von rechter Niere und Nebenniere.

Schlanker ist der *Lobus descendens* bei *Nycticebus* der Figg. 6 und 7; er läuft spitz gegen die Hohlvene aus. Abwärts verbreitert wird er an der Leber der Fig. 8 und 9 angetroffen.

*Lemur nigrifrons* (Fig. 17). Der Lappen ist entsprechend der hohen *Incisura oesophagea* von ansehnlicher Länge. Sein schlankes Endstück bezeichnet den tiefsten Stand der Leber. Der rechten Fläche lagert die rechte Niere ein.

*Tarsius juv.* (Figg. 20, 21): Der Lobus descendens ist ansehnlich. Sein caudales Endstück ist verbreitert und bietet eine große, viereckige Unterfläche dar, welche im unmittelbaren Anschlusse an den rechten Seitenlappen gemeinsam mit diesem die Impressio renalis bildet. Eine senkrechte, sagittal gestellte Spalte trennt die an einander geschmiegtten Leberabschnitte.

*Tarsius adultus* (Figg. 18, 19): Der weit neben der Hohlvene herabragende Lappen läuft spitz aus. Er ist aufwärts dem Lobus lateralis dexter angelagert. Sein freier Theil stellt mit letzterem eine Nische dar, welche durch die rechte Niere ausgefüllt ist (Impressio renalis).

*Peridicticus* (Figg. 10, 11): Der Lobus descendens trägt die untrüglichen Zeichen der Verkümmernng, welche kompensatorisch durch den Lobus lateralis dexter ausgeglichen zu sein scheinen. Ein schmaler Fortsatz begleitet die untere Hohlvene. Ein kompakter Vorderabschnitt ist dem Seitenlappen eng angelagert; er bleibt durch eine Spalte von ihm getrennt, ist winzig im Vergleiche zum Seitenlappen und erreicht nur eine sehr geringe Tiefstellung. Er bildet die obere Wand einer Impressio renalis, welche hauptsächlich auf die mediale Ventralfläche des rechten Seitenlappens entfällt.

*Avahi* (Figg. 22, 23): Der in Größe und caudaler Ausdehnung noch mehr verkümmerte Lobus descendens ist mit dem Lobus lateralis dexter völlig verschmolzen und tritt nur noch als ein ventral vorspringender Höcker des letzteren auf. Selbständigkeit ist ihm in einem die Hohlvene umscheidenden Fortsatze geblieben.

*Mikrocebus*: Der Lobus descendens ist ganz unansehnlich geworden. Völlig verschmolzen mit dem Lobus lateralis dexter ist nur noch die um die Hohlvene gelagerte Masse untrüglicher Weise auf ihn beziehbar.

8) Die Fissurae interlobares laterales sind in Stellung und Ausdehnung von den Lappen abhängig, welche sie einschließen. Diese Spalten können horizontal gestellt sein und in die gleiche Ebene fallen (z. B. *Nycticebus*); sie können schräg gestellt sein und dabei, in gleicher Ebene liegend, von links nach rechts unten sich neigen (z. B. *Avahi*). Die rechte Seitenspalte kann frontal gestellt sein, was für *Tarsius adultus* zutrifft. Die Beschränkung auf die Dorsalgegend ist durch die Verschmälerung des Lobus lat. duct. verursacht (z. B. *Avahi*, *Mikrocebus*). Ein ähnliches wechselvolles Verhalten ist an der Spalte zwischen rechtem Seiten- und Hohlvenenlappen wahrnehmbar.

# Über die Bedeutung des Foramen entepicondyloideum und des Trochanter tertius der Säugethiere.

Von

**Dr. Ernst Stromer, München.**

Mit 2 Figuren im Text.

---

Bekanntlich wird das Vorhandensein eines Foramen entepicondyloideum und das eines Trochanter tertius bei Säugethieren meist als primitives Merkmal angesehen (STEINMANN und DÖDERLEIN, Elemente der Paläontologie. Leipzig 1890, pag. 687; ZITTEL, 11, pag. 25; BAUR, G., 1; SCHLOSSER, 7), und der Umstand, dass beide bei den meisten Insectivoren, Creodonten, Condylarthren und Pachylemuren vorkommen, bei Artiodactylen, den meisten See-Säugethieren und Affen aber fehlen, kann ja als Beweis für diese Ansicht angeführt werden, die sehr wechselnden Verhältnisse in den anderen Unterordnungen der Säugethiere können aber Bedenken dagegen erwecken. Nun ist zwar über die bei dem Menschen öfters vorhandenen Rudimente des ersteren eine umfangreiche Litteratur vorhanden (GRUBER, 5; RUGE, 6; STRUTHERS, 8, 9; TESTUT, 10) und die Bedeutung dieser Reste als atavistische Merkmale wohl festgestellt, über das Vorkommen und die Bedeutung sowohl des genannten Foramen bei den übrigen Säugethieren als noch mehr des Trochanter tertius finden sich aber in der Litteratur noch vielfach unrichtige und ungenaue Angaben. Desshalb ist es wohl angebracht zu versuchen, auf Grund von Litteraturangaben und eigenen Beobachtungen etwas mehr Klarheit in diese Frage zu bringen.

## 1. Foramen entepicondyloideum.

Über das Auftreten des Foramen entepicondyloideum bei Säugethieren finden wir vielfache Angaben (vor Allem bei BAUR, G., 1;



DOLLO, 2; FLOWER, 3; GIEBEL, 4; GRUBER, 5; SCHLOSSER, 7; ZITTEL, 11), die durch Beobachtungen an Skeletten der Münchener Sammlung (abgekürzt M. S.) ergänzt werden sollen. Danach ist es bei den Monotremen stets vorhanden, und es ist von Interesse zu bemerken, dass der Humerus von Stonesfield, der älteste, der mit einiger Sicherheit einem Säugethier zugeschrieben werden kann, es ebenfalls besitzt (SEELEY, Quart. Journ. Geol. Soc. 1879 II., Bd. XXXV, pag. 460). Aber schon bei den polyprotodonten Beuteltieren ist es nicht konstant, indem es bei *Thylacinus* und *Dasyurus* fehlt (GRUBER, 5), wenn auch nicht immer, denn ich sah es bei zwei Exemplaren von *Thylacinus cynocephalus* und dasselbe gilt von den Diprotodonten, wo ich es bei einem *Macropus giganteus* und *Bennetti* und drei Exemplaren von *Phalangista* fand, während es bei einem anderen *Macropus Bennetti* fehlte und bei einem *M. derbyanus* nur durch Eckchen angedeutet war und nach GRUBER (5) bei *Phalangista Cooki*, *Petaurus sciureus* fehlt.

Bei den Insectivoren ist es bei *Erinaceus europaeus* nicht vorhanden (GRUBER, 5; vier Exemplare M. S.), wohl aber bei *E. aegyptiacus* und *auritus* (GRUBER, 5), auch bei *Gymnura* soll es fehlen (GIEBEL, 4, pag. 454), ich sah es aber bei *G. Raflesii*. Bei Chiropteren jedoch ist es nie beobachtet worden (BAUR, G., 1; FLOWER, 3, pag. 253; GIEBEL, 4, pag. 455; SCHLOSSER, 7, pag. 686). Bei den Creodonten scheint es in der Regel vorhanden zu sein, z. B. bei *Patriofelis*, *Oxyaena* (WORTMAN, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York 1894, pag. 142, 1899, pag. 144), *Arctocyon* (ZITTEL, 11, pag. 587), *Hyaenodon* (SCOTT, Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelphia 1895, pag. 513; H. HEBERTI von Debruge, M. S.), bei *Mesonyx* jedoch zu fehlen (SCOTT, Ebenda. Philadelphia 1886. pag. 160; ZITTEL, 11, pag. 591).

Ziemlich variabel ist das Auftreten wieder bei den Carnivoren. Es soll in der Regel nur bei den Hyaeniden, Caniden und Ursiden fehlen (GRUBER, 5), sonst nur ausnahmsweise. Es ist jedoch bei *Hyaena eximia* und bei *Ictitherium* vorhanden (GAUDRY, Animaux fossiles et Géologie de l'Attique. Paris 1862. pag. 85, 57, 76), und ich fand bei einer jungen *H. striata* links Eckchen als Andeutung des Bogens (s. GAUDRY, l. c. pag. 85), ferner findet es sich bei den meisten fossilen Caniden (ZITTEL, 11, pag. 614), z. B. bei *Temnocyon* (EYERMAN, Amer. Geol. Bd. XVII, 1896, pag. 274), *Cephalogale* und *Cynodictis lacustris* aus dem Quercy (M. S.), *Amphicyon lemanensis* von St. Gerand le Puy (M. S.), sowie bei *Ursus ornatus* (GRUBER, 5), manchmal auch bei *U. spelaeus* (STRUTHERS, 9, pag. 150; BLAIN-

VILLE, Ostéographie. Pl. XVII; HARLÉ, Bull. Soc. géol. France, 3, XXIV, 1896, pag. 808), und ich sah es wohl ausgebildet am linken Humerus eines *U. arctos*. Bei den übrigen Raubthieren sind Ausnahmen auch nicht selten, so fehlt es bei *Mephitis chinga* (GIEBEL, 4, pag. 448) und *mesomelas* (GRUBER, 5), sowie bei *Smilodon* (COPE, Amer. Naturalist, 1880, pag. 854); auch bei *Felis domestica* (STRUTHERS, 8) und *Viverra genetta* (GIEBEL, 4, pag. 448) wurde es einmal nur einseitig beobachtet, bei *Eupleres* jedoch, wo es nach SCHLOSSER (7) fehlen soll, scheint es wenigstens in der Regel vorhanden zu sein (GERVAIS, Journ. Zool. Paris 1874, pag. 237; M. S.). Auch bei den Pinnipediern ist es, entgegen den Angaben dieses Autors, inkonstant, ich fand es allerdings bei einem *Trichechus* und drei Exemplaren von *Otaria* nicht, das Foramen dürfte hier auch konstant fehlen (GIEBEL, 4, pag. 432; GRUBER, 5), bei den Phociden ist es aber variabel, so fand ich es bei zwei *Phoca groenlandica*, FLOWER (3, pag. 252) bei *Ph. vitulina*, GRUBER (5) hier nur unvollständig, bei einer *Ph. leonina* jedoch nicht.

Im Gegensatz zu dieser Variabilität steht das konstante Fehlen des Foramen entepicondylloideum bei Cetaceen und Sirenen (FLOWER, 3, pag. 255, 256; GIEBEL, 4, pag. 431; GRUBER, 5), und das anscheinend eben so konstante Auftreten bei Pachylemuren und Prosimiern (GIEBEL, 4, pag. 456; GRUBER, 5; SCHLOSSER, 7), wenigstens ist es bei ersteren bei *Adapis* und *Tomitherium* (ZITTEL, 11, pag. 691; *Adapis parisiensis* vom Quercy M. S.) nachgewiesen. Bei den amerikanischen Affen ist sein Auftreten aber wieder variabel, es scheint hier z. B. bei *Cebus*, *Pithecia*, *Chrysothrix* und *Nyctipithecus* stets vorhanden zu sein (GIEBEL, 4, pag. 457; GRUBER, 5; SCHLOSSER, 7, pag. 686; M. S.), bei *Ateles* zu fehlen (FLOWER, 3, pag. 251; GIEBEL, 4, pag. 458; drei Arten, M. S.), ich fand es aber nicht bei *Callithrix nigrifrons*, *Hapale rosalia* und *iacchus*, wohl aber bei *Call. cuprea* und GRUBER (5) bei *Hapale vulgaris*. Auch bei den altweltlichen Affen fehlt es keineswegs konstant, wie SCHLOSSER (7, pag. 686) meint, denn bei *Cercopithecus* wird es öfters erwähnt (GIEBEL, 4, pag. 458; GRUBER, 5), wohl aber bei den Anthropomorphen, während es eigenthümlicher Weise bei 1—2 Proc. des Menschen wenigstens in Rudimenten vorhanden ist (GRUBER, 5; STRUTHERS, 9, pag. 150; TESTUT, 10, pag. 430; HULTKRANTZ, Das Ellenbogengelenk und seine Mechanik. Jena 1897, pag. 11).

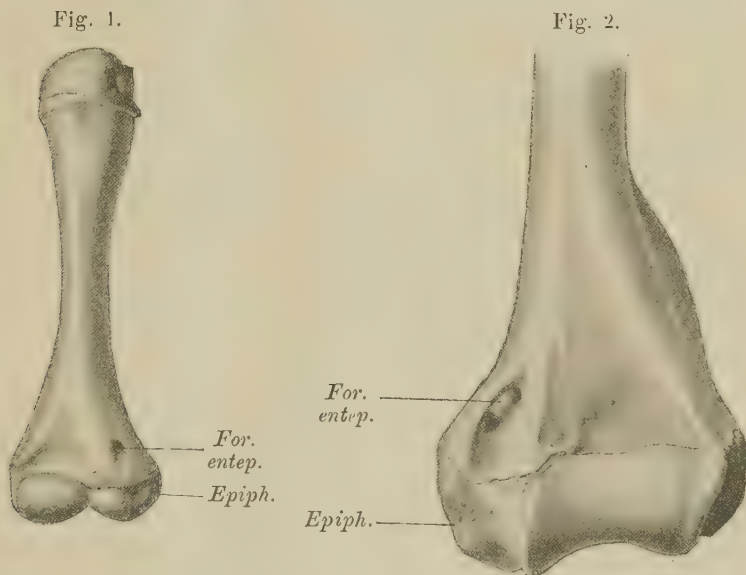
Bei den Toxodontien (ZITTEL, 11, pag. 477) und Typotherien (ebenda, pag. 491), sowie den Condylarthren scheint es ziemlich konstant

vorhanden zu sein, z. B. bei *Periptychus* (ZITTEL, 11, pag. 218), *Phenacodus*, *Meniscotherium* (ZITTEL, 11, pag. 220), doch fehlt es bei *Pleuraspidotherium* (ZITTEL, 11, pag. 224). Zum Schlusse soll noch hervorgehoben werden, dass es bei allen lebenden Ungulaten stets fehlt und anscheinend auch bei den fossilen (FLOWER, 3, pag. 254, 255; GIEBEL, 4, pag. 433—437; GRUBER, 5; ZITTEL, 11, pag. 225, 274), bei Nagern und Edentaten jedoch wieder in seinem Auftreten recht variabel ist.

Aus den angeführten Thatsachen, die natürlich speciell bei den fossilen Gruppen keineswegs in genügender Vollständigkeit angeführt werden können, geht nun mit Sicherheit hervor, dass das Foramen entepicondyloideum nur bei Monotremen, Toxodontien, Typotherien, Pachylemuren und Prosimiern konstant gefunden ist und nur bei Chiropteren, Cetaceen, Sirenen und Ungulaten nie beobachtet wurde; bei allen anderen größeren Gruppen finden sich stets einige Genera oder Arten als Ausnahmen, und oft genug variiren sogar die letzteren in ihrem Verhalten. Wenn man schon konstatiren kann, dass diejenigen Unterordnungen, wo es stets oder meistens vorhanden ist, niederstehende sind, während es bei den differenzirtesten fehlt, so müssen doch die vielen Ausnahmen zur Vorsicht mahnen, besonders in solchen Gruppen wie den Marsupialiern, Creodonten und Condylarthren, wobei zu betonen ist, dass wir von den ausgestorbenen Unterordnungen nicht allzuvielen Formen ihrem Skeletbau nach kennen.

Über die Bildung des Foramen sind wir übrigens noch nicht genügend aufgeklärt, wir wissen nicht, ob es schon während des knorpeligen Stadiums des Humerus vorhanden ist, und auch betreffs der Bildung des knöchernen Bogens finden sich in der Litteratur Widersprüche, indem STRUTHERS (8, pag. 229—230, Fig. 1—4) bei *Felis domestica* fand, dass kurz nach der Geburt von der Diaphyse des Humerus ein Fortsatz nach unten wachse, der sich mit deren Ende vereinige, während die noch knorpelige Epiphyse ganz unbetheiligt bleibe, SUTTON (Journ. Anat. and Phys. 1885, Bd. XIX, pag. 39, Taf. III Fig. 6) aber bei einem neugeborenen Löwen, also gerade bei einer Felisart beobachtete, dass die Brücke durch Vereinigung eines von der Diaphyse und eines von der noch knorpeligen Epiphyse ausgehenden Fortsatzes entstehe. Schon BAUR (1, pag. 305) führt an, dass Letzteres nicht durchgehend der Fall sei, indem er bei *Tatusia novemcinctus*, *Dasypus* sp., *Aplodontia leporina*, *Didelphys virginiana* und *Felis tigris* die Epiphyse bei der Bildung des Foramen unbetheiligt fand, und ich möchte die Beobachtung von SUTTON als

ganz exceptionell betrachten, denn ich sah bei den verschiedensten Formen, dass die ganze Umrandung des Foramen entepicondyloideum von der Diaphyse aus verknöchert war, während nur die distale Partie des Epicondylus der Epiphyse angehörte. Bei einer ganz jungen Katze und einer *Mustela martes* fand ich dasselbe Bild wie STRUTHERS (l. c. Fig. 4), ein späteres Stadium, wo das Gelenk, aber der distale Theil des Epicondylus noch kaum verknöchert ist, zeigt eine *Nasua socialis* (s. Fig. 1), und ein Verhalten wie bei *Meles taxus*



Distaler Abschnitt des linken Oberarmknochens von *Meles taxus*, von vorn gesehen. Natürl. Größe.

Rechter Oberarmknochen von *Nasua socialis*, von vorn gesehen. Natürl. Größe.

(s. Fig. 2) fand ich in der Skelettsammlung bei *Macropus giganteus*, *Perameles Gunnii*, *Phascolarctos cinereus*, *Didelphys azarae*, *Thylacinus cynocephalus*, *Centetes ecaudata*, *Felis cervaria*, *Pterura Sam-bachi*, *Lutra vulgaris*, *Procyon sp.* und *Callithrix sciurea*, während bei einem *Macropus derbyanus* der Bogen nur durch sich entgegengestrebende Eckchen an der Diaphyse angedeutet war.

Was den Zweck des Foramen anlangt, so ist ziemlich sicher-gestellt, dass der Nervus medianus dasselbe konstant passirt (GRUBER, 5, pag. 69) und außerdem bald die Arteria brachialis bald die ulnaris, meist in Begleitung von Venen (RUGE, 6); warum aber die Brücke bald vorhanden ist, bald fehlt, darüber gehen die Ansichten noch sehr aus einander. Schon die ersten Beobachter (TIEDEMANN nach GRUBER, 5,



pag. 74) nahmen an, die Gefäße sollten vor Muskeldruck geschützt werden, allerdings kann die Brücke diese Wirkung haben, aber RUGE (6, pag. 341) betont mit Recht, dass dies nicht die Entstehungsursache der Brücke sein könne und dass diese bei nah verwandten Formen mit sehr ähnlicher Armfunktion bald vorhanden sei, bald fehle und gerade bei Formen mit sehr complicirten Bewegungen, z. B. den Affen in der Regel nicht vorhanden sei.

GRUBER (5, pag. 83) suchte bei dem Menschen das Rudiment des Bogens, den Proc. supracondyloideus als im Zusammenhange mit einer Variation des Musc. pronator teres stehend zu erklären, RUGE (6, pag. 348) zeigte aber, dass das Verhältnis eher umgekehrt sei: der M. pronator kann sekundär bis zu dem Fortsatz hinaufgreifen. Bei Raubthieren z. B., wo die Brücke ja meist wohl ausgebildet ist, hat dieser Muskel nie etwas mit ihr zu thun, er entspringt stets am Epicondylus (WINDLE and PARSONS, Proc. Zool. Soc. 1897, pag. 394; CLASEN, Über die Muskeln und Nerven des proximalen Abschnittes der vorderen Extremität der Katze, Bonn 1894, pag. 34). Bei der Katze soll ein zum M. extensorius brachii gehöriges kleines Faserbündel von der Brücke entspringen (CLASEN, l. c., pag. 32), das unmöglich den Anlass zur Bildung derselben bilden kann.

Eine schon von MECKEL (nach GRUBER, 5, pag. 75) ausgesprochene und vielfach getheilte Ansicht ist weiterhin, dass das Foramen nur die Folge der großen Breite des distalen Endes des Humerus sei, STRUTHERS (9, pag. 149) führt als Beispiele hierfür an, dass es bei dem breiten Humerus von *Myrmecophaga* und *Dasypus* vorhanden sei, bei dem schmalen von *Bradypus* fehle. Auch die Ungulaten mit ihrem reduzierten Epicondylus internus könnten hierfür genannt werden, aber eben STRUTHERS (8, pag. 229) erwähnte den Umstand, dass bei der Katze der Bogen weniger vorspringe als der Proc. supracondyl. des Menschen als Beweis dafür, dass nicht die Breite des Humerus der Grund für die Ausbildung des Foramen sein könne; auch ist z. B. gerade bei *Felis* der Humerus kaum breiter oder der Epicondylus größer als bei vielen Formen, welchen das Foramen konstant fehlt, so ist der letztere ja gerade bei Chiropteren und manchen Anthropolomorphiden ziemlich stark.

Von LESSHAFT (STRUTHERS, 9, pag. 151 Diskussion) wurde die Ansicht geäußert, der Bogen könne bei der Katze dazu dienen, die Internseite des Humerus gegen den von der Ulna geübten Druck zu festigen, BRAUNE (ebenda) bestritt dies und in der That kann der zum Epicondylus ziehende Bogen seiner Richtung nach nicht den

Humerus gegen die an der Trochlea sich bewegende Ulna verstärken. Auch die Annahme, dass er etwa den Epicondylus gegen den Zug der distalen Muskeln stützen solle, ist ganz unwahrscheinlich, denn dieser Fortsatz ist stets so massiv, dass die relativ schwache Bogen-  
spanne keine derartige Rolle spielen kann.

Endlich citirt UGOLOTTI (Archivio di Psicologia, Torino 1899 Bd. XX, pag. 246) die Ansicht von NICOLAS, dass beim Menschen der Proc. supracondyloideus bei stärkerer Torsion des Humerus häufiger auftrete, dies steht aber mit den auf größeres Material und eingehend begründeten Ausführungen von RUGE (6) nicht gut in Einklang, auch ist zu erwähnen, dass bei den höheren Affen, wo die Brücke oder ihre Reste nie gefunden wurden, der Humerus stärker als bei dem Menschen gedreht ist (FLOWER, 3, pag. 251). Die Fähigkeit einer geringen Rotationsfähigkeit des Radius scheint übrigens mit dem Auftreten des Foramen gut in Einklang zu stehen, wie die Didelphiden und Prosimier beweisen, gerade bei Formen, wo die Ulna reducirt und der Radius gegen sie unbeweglich ist, fehlt die Brücke am konstantesten. Es darf als feststehend angenommen werden, dass sie bei guten Läufern schwindet, z. B. bei Ungulaten, Hunden, Hyänen. Die Ursache ist aber nicht, wie SCHLOSSER (7, pag. 725) meint, dass die Arterie durch die Spange durchgewetzt werden könnte, denn RUGE (6) führte in überzeugender Weise aus, dass eher die pulsirende Arterie durch ihren Druck den Knochen verdrängt. Bei Formen jedoch, wo nur der N. medianus durch das Loch passirt, kann dies natürlich, wie DOLLO (2, pag. 182) bemerkt, nicht der Fall sein, es müssen hier andere uns noch unbekannte Ursachen zu Grunde liegen.

Wir sehen also, dass kein Moment gefunden ist um die Entstehung des Foramen bei Säugethieren zu begründen, wir finden es hier häufig ganz geschwunden und oft variabel in seinem Auftreten, aber bei den niedersten Unterordnungen doch am häufigsten und am konstantesten. All dies spricht für die Richtigkeit der Ansicht von RUGE (6), dass die Anlage auf die Säugethiere vererbt wurde und hier, wo sie oft überflüssig oder direkt schädlich wird, schwindet. Die Aufgabe einer späteren Abhandlung soll es sein, die für die Beurtheilung dieser Ansicht wichtige Ontogenie des Foramen und sein Auftreten bei niederen Thierklassen zu erörtern.

## 2. Trochanter tertius.

Was den Trochanter tertius anlangt, der nach SCHLOSSER (7, pag. 696) ursprünglich bei allen Säugethieren vorhanden gewesen sein soll, so ist die Konstatirung seines Auftretens oft dadurch erschwert, dass dieser Muskelfortsatz je nach dem Alter und der Stärke des betreffenden Thieres verschieden stark ist, woraus sich wohl viele in der Litteratur zu findende Widersprüche über sein Fehlen oder Vorhandensein erklären.

Nach FRANK (Handbuch der Anatomie der Hausthiere 1892, pag. 283) hat man übrigens bei dem Pferd, wo er mächtig entwickelt ist, den eigentlichen Troch. III, an welchen der *M. gluteus maximus* sich ansetzt, und eine wulstige Bogenlinie (*Linea vasti externi*), die ihn mit dem Troch. externus verbindet und an welcher vorn der *M. externus cruris quadriceps* entspringt, zu unterscheiden. Letztere ist häufig kaum ausgebildet, oft aber ist nur eine hoch heraufgerückte Kante an der Externseite des Femur vorhanden, so dass man im Zweifel sein kann, ob diese den Troch. III oder die erwähnte Linie vertritt.

Der Trochanter tertius ist bei *Echidna* nur schwach (GIEBEL, 4, pag. 591; *Ech. hystrix* M. S.); bei *Ornithorhynchus* (GIEBEL, 4, pag. 591; FLOWER 3, Fig. 121) fehlt er, eben so wie an einem Femur von Stonesfield (SEELEY, l. c., Fig. 1) gänzlich, ferner auch bei fast allen Marsupialiern (FLOWER, 3, pag. 309; GIEBEL, 4, pag. 592; ZITTEL, 11, pag. 93), nur bei *Phascolomys* ist er schwach ausgebildet vorhanden (GIEBEL, 4; GRUBER, 5; *Phasc. ursinus* M. S.), bei *Didelphys azarae* und *carnivora* fand ich ihn nicht, so dass die Angabe von SCHLOSSER (7, pag. 692), er sei bei den Didelphyiden wohl entwickelt, wenigstens für die recenten Formen nicht zutreffend ist.

Bei den Insectivoren aber ist er meistens entwickelt, soll aber nach GIEBEL (4, pag. 592) bei *Erinaceiden*, *Hylomys*, *Centetiden* und *Potamogale* fehlen, er ist aber bei *Erinaceus europaeus* als Leiste angedeutet (GRUBER, 5; 4 Exemplare M. S.) und ich fand ihn zwar bei einem jungen *Centetes caudatus* nicht, wohl aber bei einem erwachsenen und wohl ausgebildet bei *Gymnura Raflesii*. Bei Chiropteren soll er nach SCHLOSSER (7) außer bei *Rhinolophus* sehr kurz sein, nach GIEBEL (4, pag. 592) jedoch ganz fehlen, ich fand bei einer Reihe von Makro- und Mikrochiropteren eine scharfe Kante außen nahe unter dem Troch. externus.

Bei Creodonten ist er in der Regel wohl entwickelt (SCHLOSSER, 7),

z. B. bei *Oxyaena* (WORTMAN, l. c., 1899, pag. 154), *Arctocyon* (ZITTEL, 11, pag. 587), *Mesonyx* (ZITTEL, 11, pag. 591), aber bei *Patriofelis* (WORTMAN, l. c., 1894, pag. 148) ist er nur klein und bei *Hyaenodon* (SCOTT, l. c., 1895, pag. 523, Fig. 7) rudimentär. Das Letztere ist auch bei den recenten Carnivoren der Fall (GIEBEL, 4, pag. 592; ZITTEL, 11, pag. 615) und bei vielen fossilen, z. B. bei *Cynodictis* (ZITTEL, 11, pag. 623), *Nimravus* (ZITTEL, 11, pag. 671), *Temnocyon* (EYERMAN, l. c., pag. 277, 283), während er bei anderen, z. B. bei *Daphaenus* und *Dinictis* (SCOTT, l. c., pag. 523), wohl entwickelt ist. Bei Pinnipediern wiederum fehlt er völlig (GIEBEL, 4, pag. 593).

Bei den Pachylemuren soll er vorhanden sein (ZITTEL, 11, pag. 691), auch bei Lemur, Galago und Tarsius, während er bei den meisten Prosimiern rudimentär sein soll (GIEBEL, 4, pag. 594); ich fand ihn, wenn auch klein, bei einem *Lichanotus*, *Chiromys*, *Otolienus*, *Galeopithecus* und Lemur, nur als Knöpfchen bei *Propithecus laniger* und bei 3 Exemplaren von *Stenops* überhaupt nicht.

Bei den Primaten fehlt er in der Regel ganz (GIEBEL, 4, pag. 594; ZITTEL, 11, pag. 702), doch kommt er ausnahmsweise bei *Hylobates* und beim Menschen vor und ist bei letzterem sogar mit einer besonderen Epiphyse beobachtet worden, wie sie auch beim Tapir, Pferd, Kaninchen und anderen Nagethieren nachgewiesen worden ist (DIXON, Journ. of Anat. 1896, Bd. XXX, pag. 502—504).

Bei den Condylarthren ist der Fortsatz anscheinend stets vorhanden (ZITTEL, 11, pag. 218, 221, 224), bei den Proboscidiern fehlt er (GIEBEL, 4, pag. 593; ZITTEL, 11, pag. 448) und bei Hyrax ist er nur schwach (FLOWER, 3, pag. 307; GIEBEL, 4, pag. 593; *Dendrohyrax dorsalis* M. S.). Bei den Ungulaten endlich ist er bei allen Perissodactylen, besonders den Rhinocerotiden sehr stark, bei Artiodactylen nicht entwickelt (FLOWER, 3, pag. 306; GIEBEL, 4, pag. 593, 594), doch ist er z. B. bei *Palaeotherium* (ZITTEL, 11, pag. 246) keineswegs stark.

Die angeführten Beispiele genügen um zu zeigen, dass man diesen Muskelfortsatz kaum als primitives Merkmal auffassen kann. Er ist ja wohl bei den niederstehenden Condylarthren und Pachylemuren anscheinend stets, bei Creodonten und Insectivoren meistens vorhanden, fehlt aber dafür bei einem Theil der Monotremen und Prosimier und den allermeisten Marsupialiern und ist bei den Perissodactylen am besten entwickelt. Dass er gerade bei dem Femur von *Stonesfield* völlig fehlt, spricht auch gegen die Ansicht, dass er ursprünglich bei allen Säugethiern vorhanden war. Endlich zeigen gerade



die Perissodactylen in ihren Extremitäten die stärkste Differenzirung. Hier ist der Fortsatz bei den extremsten Formen besonders stark entwickelt. Das allein beweist doch, dass er kein primitives Merkmal sein kann. Es spricht also sein Verhalten bei den Säugethieren dafür, dass er nur bei einer bestimmten Art der Differenzirung sich besonders ausbildet, sonst aber zu unbedeutend ist, um ein gutes Merkmal irgend welcher Art außer in beschränktem Maße zu systematischen Unterscheidungen abgeben zu können.

Ob übrigens die Ansicht von GAUDRY (*Mammifères tertiaires* 1878 pag. 153) richtig ist, dass die Schwäche der Externseite der Extremität durch Zehenreduktion bewirke, dass die Extremität sich dazu neige sich zu beugen und nach außen zu drehen und dass deshalb die Antagonisten, hier der *M. vastus externus*, besonders stark ausgebildet sein müssten, erscheint sehr fraglich, denn an dem Troch. III selbst setzt sich ja nicht dieser, sondern der *M. gluteus maximus* an. Letzterer ist bekanntlich bei dem Menschen in Folge des aufrechten Ganges sehr stark, der Fortsatz aber nur sehr selten entwickelt. Der Troch. III ist bei dem Rhinoceros, wo die Zehenreduktion viel geringer ist als bei vielen anderen Säugethieren, besonders mächtig entwickelt. Es kommt hier offenbar nicht darauf an, einem besonders mächtigen Muskel eine Ansatzfläche zu gewähren als vielmehr diesem einen Hebelarm zu kräftiger und etwas modificirter Wirkung zu bieten.

### Wichtigste Litteratur.

- 1) BAUR, G., Über die Kanäle im Humerus der Amnioten. *Morph. Jahrbuch.* Bd. XII. 1887. pag. 299—305.
- 2) DOLLO, L., Première Note sur le Simoedosaurien d'Erquelines. *Bull. Mus. R. d'Hist. nat. de Belgique.* Bruxelles 1884. pag. 151—182.
- 3) FLOWER, übersetzt von GADOW, Einleitung in die Osteologie der Säugethiere. Leipzig 1888.
- 4) GIEBEL, in: BRONN's Klassen und Ordnungen. Bd. VI. Abth. V. Mammalia.
- 5) GRUBER, W., Monographie des Canalis supracondylöideus humeri etc. *Mém. Acad. St. Pétersbourg.* T. VIII. 1859. pag. 53—128.
- 6) RUGE, G., Beiträge zur Gefäßlehre des Menschen. *Morph. Jahrbuch.* Bd. IX. 1884. pag. 329—388.
- 7) SCHLOSSER, M., Über die Modifikationen des Extremitätenskelettes etc. *Biol. Centralblatt.* Bd. IX. 1889/90. pag. 684—729.
- 8) STRUTHERS, J., On some points in the Abnormal Anatomy of the Man. *The british and foreign Medico-chirurgical Review.* London 1854. XIII pag. 523—533 und XIV pag. 224—236.
- 9) — On the processus supracondylöideus of Man. *Transactions Internat. Medical Congress.* London 1881. Vol. I. pag. 148—151.
- 10) TESTUT, L., L'apophyse susépitrochléenne chez l'homme. *Monatsschr. für Anatomie.* 1889. Bd. VI. pag. 391—436.
- 11) ZITTEL, Handbuch der Paläontologie. Bd. IV. Mammalia. München 1891—1893.

# Beziehungen regressiver und progressiver Vorgänge zwischen tiefem Fingerstrecker und den Musculi interossei dorsales der menschlichen Hand.

Von

**Dr. A. Bühler,**

Privatdocent und Assistent an der anatomischen Anstalt zu Zürich.

---

*(Aus dem anatomischen Institut der Universität Zürich.)*

---

Mit 9 Figuren im Text.

---

Die nachstehenden Zeilen behandeln einige Muskelvarietäten, welche im Laufe der letzten Jahre auf dem anatomischen Präparirsaal in Zürich unter Leitung des Herrn Professor G. RUGE zur Beobachtung kamen. Einzeln betrachtet mögen diese Befunde zwar wohl auch einiges praktische Interesse besitzen, ihre eigentliche Bedeutung für die Wissenschaft gewinnen sie aber erst dadurch, dass sie hier in einer, in ihrer Art geschlossenen Reihe auftreten und so zu Ableitungen vergleichend-anatomischer Natur Veranlassung geben.

Der tiefe Strecker der Finger an der menschlichen Hand ist ein im Vergleich zum gleichwerthigen Muskel vieler Säugethiere reducirtes Organ. Er ist beim Menschen bekanntlich normaler Weise auf den Zeigefinger beschränkt unter der Bezeichnung eines Extensor indicis proprius. Derselbe nimmt seinen fleischigen Ursprung von der Facies dorsalis ulnae und zwar in der Mehrzahl der Fälle in deren viertem Fünftel vom Olecranon an gerechnet. Doch ist hierin die Variationsbreite ziemlich bedeutend. So findet CHUDZINSKY<sup>1</sup> als

---

<sup>1</sup> Variations musculaires dans les races humaines. Mém. d'anthropologie. Par. T. II. sér. 3. 1893.

Mittelzahl für die Entfernung der proximalen Insertionsgrenze vom Olecranon 140,6 mm, als Maximum 178 mm, als Minimum 105 mm. Geringere, aber noch immer erhebliche Differenzen ergeben sich für die Entfernung des distalen Insertionsrandes von der *Articulatio radio-carpea*. Dem zufolge ist auch Breite und Länge des Muskels ziemlichlichen Schwankungen unterworfen.

Dass sein Ansatz mit einer einzigen Sehne am Zeigefinger ein Zeichen eines Rückbildungsprocesses ist, lehrt uns ein Blick in die Reihe der Säugethiere.

Zwar ist die Stellung dieses Muskels und seiner Homologa noch keineswegs allgemein festgestellt. Doch ergibt sich, wenn wir absehen von Thierformen, bei welchen eine tiefer greifende Modificirung der Extremitäten Platz gegriffen hat, dass der tiefe Fingerstrecker, oder »*Court extenseur*« nach TESTUT<sup>1</sup> bei zahlreichen Säugern mehrere Zehen mit Sehnen versorgt.

Gerade die dem Menschen zunächst stehenden Thierformen zeigen diese Mehrzahl der Insertionssehnen. So erhält nach TESTUT bei *Cynocephalus* und Orang der zweite, dritte und vierte Finger je eine Sehne. Dasselbe ist der Fall bei *Hylobates*, wie KOHLBRUGGE<sup>2</sup> berichtet. Ich selbst finde bei *Cercopithecus* den zweiten und dritten Finger mit je einer Sehne versehen.

Die Gelegenheit zum Studium dieses Thieres wie so manche andere Anregung speciell bei dieser Arbeit sei hier meinem hochverehrten Chef Herrn Professor G. RUGE aufs wärmste verdankt.

Unter diesen Umständen dürfen wir mit Recht auch beim Menschen häufige Varietäten des *Extensor digitorum profundus* im Sinne einer Vermehrung der Sehnen erwarten. Eine Insertion gleichzeitig an Zeigefinger und Mittelfinger ist so häufig, dass sie wohl jedes Jahr öfter auf jedem Präparirsaal beobachtet wird. Auch Fälle, in welchen außer den beiden genannten Fingern noch der Ringfinger eine Sehne erhält, finden sich in der Litteratur verzeichnet. Ein *Extensor profundus* des vierten Fingers neben den Abschnitten für Zeigefinger und Mittelfinger wurde von GRUBER<sup>3</sup> beobachtet, und zwar in zwei Fällen von der Ulna entspringend und einmal vom distalen Ende des Radius. Mehrere andere Ringfingerinsertionen,

<sup>1</sup> *Les anomalies musculaires chez l'homme*. Paris 1884.

<sup>2</sup> Versuch einer Anatomie des Genus *Hylobates*. in: WEBER's Ergebnisse einer Reise in niederl. Ostindien. Leyden 1890.

<sup>3</sup> Seltener *Extensor proprius digiti quarti manus* beim Menschen und bei Säugethiern. *Archiv path. Anat.* Bd. CVII. 1887.

theils eigene Beobachtungen, theils Zusammenstellungen aus der Litteratur, finde ich bei TESTUT<sup>1</sup> erwähnt. Dort wird auch der Fall von MACALISTER aufgeführt, welcher Autor eine doppelte Insertionssehne des betreffenden Muskels für den fünften Finger beobachtete. Auch ein theilweiser Ursprung des tiefen Fingerstreckers vom Radius oder gar von Knochen oder Bändern der Hand, welch letzteres Faktum an entsprechende Verhältnisse am Fuß erinnert, ist vom Menschen da und dort beschrieben worden. Dem gegenüber ist Manches an meinen Befunden nicht absolut neu. Dessen Anführung wird aber gerechtfertigt dadurch, dass es sich den anderen Beobachtungen als Glied einer Kette anreihet und so das Verständnis des Zusammenhanges ermöglicht.

Es soll übrigens nicht unerwähnt bleiben, dass die Variabilität dieses tiefen Streckmuskels auch bei Thieren groß ist, sogar bei nahe verwandten Formen. Ist er beim Hasen wenig entwickelt, mit dünnem Bauch an der distalen Hälfte der Ulna entspringend und verschmolzen mit den unter sich verwachsenen Daumenmuskeln, so finde ich ihn bei der weißen Maus selbständig auftreten und hinaufreichen bis zum obersten Viertel der Elle. Über die verschiedenen Formen, in welchen er bei den Haussäugethieren auftritt, giebt uns eine Abhandlung von P. MARTIN<sup>2</sup> klaren Aufschluss. Entsprechend dem Bau der Vorderextremität beim Pferd ist auch der Extensor profundus dieses Thieres stark zurückgebildet, so dass er nur als ein Kopf des gemeinschaftlichen Zehenstreckers erscheint. Immerhin weist er bei genauem Zusehen und im Vergleich mit anderen Thieren alle Charakteristica auf, die auch dem Extensor indicis des Menschen zukommen. Sein Ursprung reicht bis an die Elle hinauf; sein Bauch liegt, schräg nach vorn verlaufend, bedeckt von den Bestandtheilen des Extensor communis. Seine in der Regel mit dem gemeinschaftlichen Zehenstrecker verschmolzene Sehne konnte MARTIN hier und da präparatorisch zum Aste des letzteren Muskels für die zweite Zehe verfolgen. Klein ist der Muskel auch bei Wiederkäuern, wo er mit der Sehne des oberflächlichen Streckers für die dritte und vierte Zehe untrennbar verschmilzt. Ebenfalls mit den übrigen Extensoren verwachsen ist er beim Schwein; doch löst sich die Sehne meist und verläuft zur zweiten Zehe (mediale Nebenzehe). Als

---

<sup>1</sup> l. c.

<sup>2</sup> Vergleichend-Anatomisches über die Zehenstrecke des Pferdes. Repert. der Tierheilkunde. Bd. LIII. 1892.



selbständiger Muskel tritt er beim Hund auf, wo er die zweite Zehe versorgt.

Es ist dem Gesagten zufolge auch bei diesen Thieren der *Extensor digitorum profundus* meist auf eine (die zweite) Zehe beschränkt, demnach gleichwie beim Menschen in seiner Ausbildung verglichen mit anderen Thieren reducirt. Den Grund hierfür vermögen wir indessen bei den angeführten Haussäugethieren in der vikariirenden Ausbildung anderer Streckmuskeln zu erkennen. Am klarsten zeigen sich die Verhältnisse bei der Katze. Außer dem oberflächlichen *Extensor digitorum communis* für zweite bis fünfte Zehe findet sich ulnar davon ein ebenfalls oberflächlich gelegener, als »lateral« bezeichneter Strecker, der eben so wie der vorhergehende (beim neugeborenen Thier) vom Oberarm entspringt und dessen Sehnen unter diejenigen des gemeinschaftlichen Streckers ebenfalls zu den vier ulnaren Zehen verlaufen. Ein besonderer Strecker der zweiten Zehe, unter den genannten liegend, bildet einen gut entwickelten selbständigen Muskel, dessen Ursprung an der Ulna bis gegen deren proximalstes Viertel hinaufreicht. Dieser letztere Abschnitt wird eingenommen von einem schlanken *Extensor indicis et pollicis*, dessen Zeigefingersehne am Metacarpus endigt. Die breite Muskelmasse der verschmolzenen *Extensor brevis* und *Abductor longus pollicis* entspringt, außer vom Radius im obersten Drittel, unter die beiden anderen tiefen Strecker schlüpfend, vom ganzen distalen Theile der Ulna.

Ähnlich sind die Dinge nach MARTIN<sup>1</sup> beim Hund, und auch Schwein, Rind und Pferd besitzen speciell jenen *Extensor lateralis*, je nach Reduktion im Bau der betreffenden Gliedmaße in verschiedener Ausbildung<sup>2</sup>.

Jene besonders bei Carnivoren kräftige Ausbildung anderer Strecker erklärt also zum Theil die relativ geringere Entwicklung des tiefen Streckers bei diesen Thieren<sup>3</sup>. Meine Befunde mögen den Rückbildungsprocess dieses Muskels beim Menschen dem Verständnis näher bringen und den Weg zeigen, auf welchem der

<sup>1</sup> l. c.

<sup>2</sup> Eigenartig ist die Vertheilung der Strecker bei *Cercopithecus*, wo der laterale *Extensor* (unser *Extensor minimi proprius*) ausschließlich zum vierten Finger geht, während der fünfte eine feine Abzweigung der Sehne des *Extensor carpi ulnaris* erhält.

<sup>3</sup> Die Frage, ob genetische Beziehungen zwischen dem *Extensor digitorum lateralis* und *profundus* bestehen, lasse ich hier unerörtert.

Organismus hierfür Ersatz zu suchen bestrebt ist. Sie sind in diesem Sinne zugleich ein Beitrag zur Kenntniss der Naturgeschichte des Extensor digitorum profundus überhaupt.

Die in der ersten Figur dargestellte Beobachtung<sup>1</sup> ist keine zu große Seltenheit. Es handelt sich um den bekannten Fall, dass ein Extensor profundus sowohl zum Zeigefinger wie zum Mittelfinger geht; die Trennung beider Muskelbäuche ist eine ziemlich vollständige. Auch das ist bekannt, dass sich die Zeigefingersehne in zwei Stränge spalten kann, so dass der eine radial, der andere ulnar neben und unter die Communissehne sich legt. Das, worauf ich in diesem Fall aufmerksam machen will, ist einmal das Vorhandensein eines Mittelfingerstreckers neben einer doppelten Zeigefingersehne. Ein solches Zusammentreffen schließt von vorn herein die Annahme aus, dass etwa die ulnare Zeigefingerportion ursprünglich dem dritten Finger angehörte und auf den Index verlagert sei. Wir finden vielmehr eine Abspaltung aus der sonst gemeinschaftlichen, einem Finger angehörigen Muskelmasse. Immerhin ist diese Trennung nicht ganz durchgeführt; es existirt außer der innigen Aneinanderlagerung der Ursprünge in der Tiefe eine (in der Figur nicht dargestellte) halbsehnige, halbmuskulöse Anastomose, von der radialen Portion absteigend zur ulnaren. In zweiter Linie ist bemerkenswerth, wie sich die proximalen Ränder der ulnaren Muskelpartien unter ihre radialen Nachbarn einschieben.

Diese im eben beschriebenen Präparate sich zeigende Tieferlagerung von abgespaltenen Ursprungsportionen des Extensor digitorum profundus tritt deutlicher zu Tage an dem der zweiten Abbildung zu Grunde liegenden Objekt. Dasselbe stammt von einer 78jährigen Frau.

Der rechte Arm<sup>2</sup> derselben (Fig. 2) besitzt einen Extensor profundus mit selbständigem Abschnitt für zweiten und dritten Finger.

<sup>1</sup> Die Präparate stammen, wie schon gesagt, vom Präparirsaal. Da dieselben von den Studirenden zum Theil nur auf Muskeln verarbeitet wurden, konnte es begreiflicher Weise nicht immer gelingen, die Nervenäste noch darzustellen.

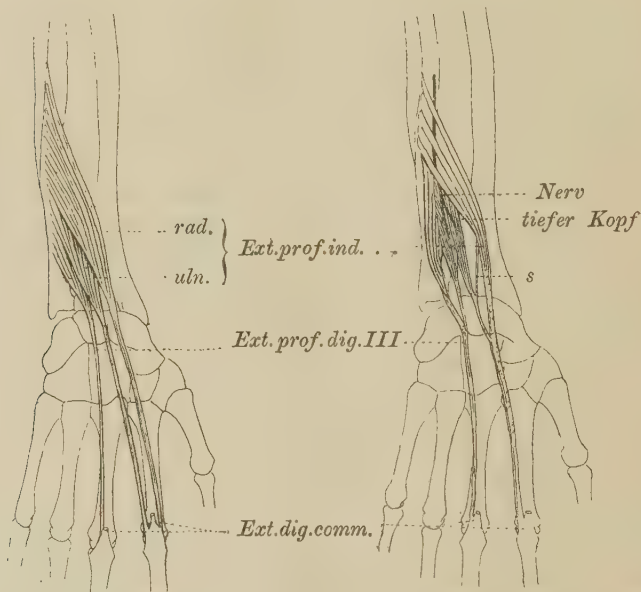
Alle beschriebenen Objekte sind unter der angegebenen Nummer der anatomischen Sammlung zu Zürich eingereiht.

<sup>2</sup> Der linke Arm zeigte ebenfalls eine Mittelfingersehne, war aber durch eine alte Handgelenkstuberkulose verunstaltet.

Der erstere erreicht mit seinem Ursprung proximal etwa die Mitte der Ulna; die dicht daran anschließende Mittelfingerportion bleibt mit der distalen Grenze des Ursprungs etwa fingerbreit über dem Radiocarpalgelenk. Beim Auseinanderlegen beider Abschnitte (in der Figur so dargestellt) zeigt sich zwischen ihnen ein zuvor bedeckter Muskelzug, entspringend von Ulna und Ligamentum interosseum, der distal etwas oberhalb des Handgelenkes in zwei Sehnen ausläuft, die sich der Sehne für Mittelfinger resp. Zeigefinger anschließen.

Fig. 1.

Fig. 2.



(Eintragung der genauen Befunde in ein kombiniertes Skelettschema nach GEGENBAUR's Anatomie.)

Dorsalseite der rechten Hand mit etwa  $\frac{2}{3}$  des Unterarmes.

Präp.-Nr. 2440. Extensor indicis duplex. Extensor medii profundus.

(Darstellung wie Fig. 1.)

Präp.-Nr. 2441. Extensor profundus indicis et medii. Caput profundum. s Communicatio tendinea.

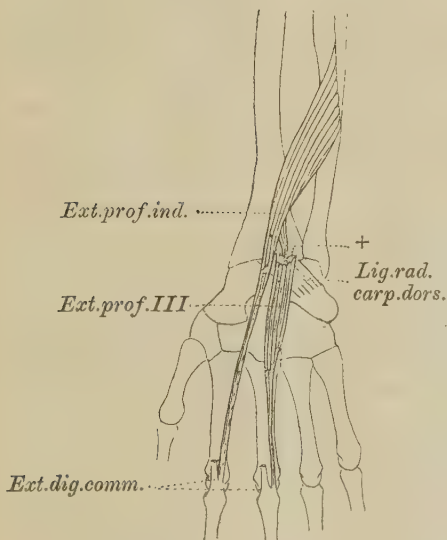
Ein feines Sehnenbündelchen (s), von der Hauptportion des Indicators herabsteigend, vereinigt sich mit der Zeigefingersehne der tiefen Portion. Der Nerv der letzteren durchsetzt den oberflächlichen Abschnitt und stammt, wie selbstverständlich, vom Radialis profundus.

Eine weitere Stufe des Tiefortretens von Theilen des Extensor digitorum profundus wird durch Fig. 3 veranschaulicht. Der Mittelfingerabschnitt des Muskels hat sich vollständig unter denjenigen des Zeigefingers heruntergeschoben, und zugleich seinen Ursprung

auf das distale Radiusende an den Boden des vierten Sehnenfaches verlegt. Durch eine kurze Muskelbrücke (+) behält er Anschluss an den Zeigefingerstrecker, der seinerseits seinen Ursprung bis in das distale Viertel des Radius herunter ausgedehnt hat, also an eine Stelle, die bei vorhandenem Mittelfingerstrecker von diesem eingenommen wird.

Ein Parallelpräparat hierzu finden wir in der folgenden Fig. 4; doch sind einige Unterschiede zu bemerken: Eine Verbindung proximal zum Extensor indicis fehlt. Der Ursprung ist, ohne das Sehnen-

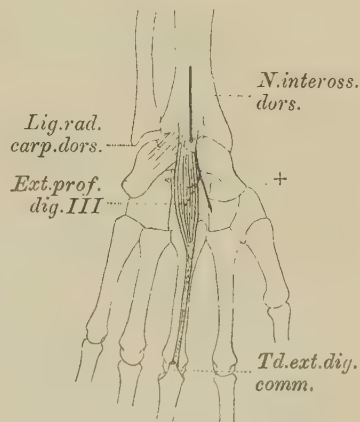
Fig. 3.



(Darstellung wie Fig. 1.)

Präp.-Nr. 2442. Extensor indicis. Orig. radialis Extensoris medii prof. + Communicatio musculotendinea.

Fig. 4.



(Darstellung wie Fig. 1.)

Dorsalseite der rechten Hand mit etwa  $\frac{1}{5}$  des Unterarms. Präp.-Nr. 2443. Extensor indicis; Extensor medii Orig. radial. N. interosseus dorsalis. + Innervatio.

fach der Fingerstrecker zu verlassen, etwas radialwärts gerückt. Radialwärts verschoben ist auch die Insertion an der Dorsalaponeurose des Mittelfingers, die, statt wie im vorhergehenden Präparat ulnar, hier auf der Daumenseite erfolgt.

Ist das Präparat von Fig. 3 zu spät zu meiner Beobachtung gekommen, als dass ich noch die Innervation hätte feststellen können, so gelang es mir in diesem Falle leicht, den Nervus interosseus des Radialis zu verfolgen, wie er durch eine Lücke in der Ursprungsaponeurose des Muskels auf dessen volare Seite tritt, um dort nahe



dem Radiusende einen Zweig an ihn abzugeben. Zur besseren Veranschaulichung ist der Nerv in der Abbildung radial hervorgezogen gedacht. Vom weiteren Verlauf des Interosseusstammes konnte festgestellt werden, dass er Äste an den Bandapparat des Carpus abgiebt, was in der Figur nicht berücksichtigt wurde.

Herr Professor RUGE machte mich aufmerksam darauf, dass in der anatomischen Sammlung zu Heidelberg ein ganz ähnliches Präparat existire. Auf eine diesbezügliche Anfrage theilte mir Herr Professor GÖPPERT in zuvorkommendster Weise darüber Folgendes mit:

»1) Es handelt sich um eine linke Hand.

2) Der Extensor indicis proprius war jedenfalls vorhanden, da am Beginn des Fingerrückens zwei Sehnen zu unterscheiden sind.

3) Die Muskelvarietät schiekt ihre Sehne nur zur Dorsalaponeurose des Mittelfingers.

4) Ursprung vom Radius, dicht über dem Radiocarpalgelenk. Der Ursprung eines zweiten Theils des Muskels ist nicht mehr festzustellen (Lig. carpi dorsale?).

5) Der Muskelbauch zieht über den Carpus bis zur Mitte des Metacarpale III. Dort beginnt die Sehne.

6) Insertion: Ulnarseite der Dorsalaponeurose des dritten Fingers. Hier ist die Sehne von der des Ext. dig. comm. nicht zu trennen.

7) Innervation: Eintritt des Nerven genau am proximalen Ende des Muskels unmittelbar am Ursprung. Laut Angabe der Etikette: Ast des N. interosseus dorsalis.

Das Präparat trägt die Nummer 1881. 52.«

Es handelt sich nach dieser Beschreibung — eine freundlichst beigelegte Skizze bestätigt dies — um ein Gegenstück zum Präparate von Fig. 4.

Dadurch, dass der Extensor medii profundus in seinem Ursprung auf das distale Radiusende herabgerückt ist, tritt er in unmittelbare Beziehung zum Ligamentum radiocarpeum dorsale sive rhomboideum, das ebendort sich ansetzt. Es ist darum keineswegs zu verwundern, wenn er seinen Ansatz diesem Bande entlang ausdehnt, resp. verschiebt. Diese Verschiebung scheint auf Fig. 5 ihren Abschluss gefunden zu haben. Es ist kein großer Schritt vom vorhergehenden Stadium zu diesem. Wir sehen einen flachen Muskel, der seinen Ursprung auf der Dorsalfläche von Capitatum und Hamatum resp. den dorsalen Bändern des Carpus bis dicht an das Ligamentum radiocarpeum heranschiebt. Über die Basis des dritten Metacarpus gelangt er auf dessen radiale Seite, und legt sich dicht auf den dort

befindlichen Zwischenknochenmuskel, von dem sich ihm ien Theil anschließt. Mit der Sehne dieses Muskels zugleich begiebt er sich mit dünner Aponeurose zur dorsalen Sehnenplatte des Mittelfingers<sup>1</sup>.

Die Ähnlichkeit dieser Varietät mit dem in Fig. 4 abgebildeten tiefen Mittelfingerstrecker legt eine Parallelstellung beider direkt nahe. Doch haben Einwände hiergegen so lange eine Berechtigung, bis es gelungen ist, für diesen Muskeltypus die Innervation festzustellen. Das vorliegende Präparat kam erst in meine Hände, als der Nervus interosseus dorsalis schon entfernt war. Andererseits konnte ich auch keine Spur eines Ulnarisastes entdecken, welcher den Muskel als zur Gruppe der Interossei gehörend charakterisirt hätte. Gegen Interosseus, den einzigen Muskel, der noch in Betracht kommen kann, spricht der Ursprung vom Carpus ohne jeden metacarpalen Zuwachs; denn es ist nicht wohl verständlich, dass ein Interosseus, wie RUGE<sup>2</sup> bewiesen hat, ein volarer Muskel des Metacarpus, selbständig dorsal auf den Carpus übergreifen kann. Dagegen ist es vollständig natürlich, wenn Theile des Extensor profundus der Finger, von denen im Vorstehenden eine Wanderung distal bis zum Radiocarpalgelenk nachgewiesen wurde, denselben Weg auch weiter fortsetzen. Dieser Weg kann, wie weitere Präparate lehren auch noch weiter auf der Hand abwärts führen. So wird aus dem Folgenden sich ergeben, dass die Muskelvarietät von Fig. 5 nur eine Etappe auf dieser Wanderung kennzeichnet, und sich der Kette der übrigen einfügt. Carpale Ursprünge von Partien des tiefen Fingerstreckers werden übrigens auch in der Litteratur erwähnt (vgl. TESTUT, l. c.), doch vermisste ich deren Sicherstellung durch die Innervation.

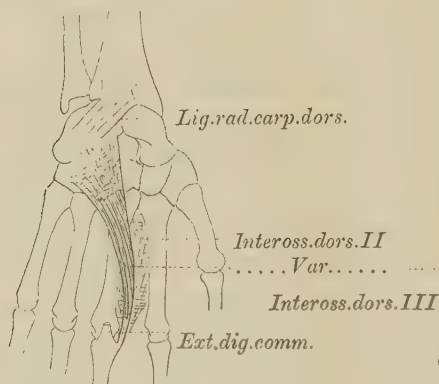
Ließ schon das oben beschriebene Objekt die Möglichkeit einer Ableitung von Zwischenknochenmuskeln nicht ganz ausgeschlossen erscheinen, so ist diese Annahme beim folgenden (Fig. 6) geradezu die nächstliegende. Ein dünnes, flaches Muskelchen, zwischen dem dritten und vierten Metacarpus liegend, geht mit zarter Aponeurose

<sup>1</sup> Ein ganz ähnliches Präparat der linken Hand, nur mit schwächerem Muskel, ist unter Nr. 2447 in der hiesigen Sammlung eingetragen. Der Nervus interosseus dorsalis konnte mit zwei Zweigen bis an den Muskel heran verfolgt werden; die direkte Verbindung beider war aber wegen zu weitgehender vorausgegangener Muskelpräparation nicht mehr zu finden. Ein Ast des N. ulnaris, der etwa an den Muskel treten konnte, bestand nicht.

<sup>2</sup> Entwicklungsvorgänge an der Muskulatur des menschlichen Fußes. Morph. Jahrbuch. Bd. IV. Suppl. 1878.

in die Fascie der Interossei dieses Interstitiums über. Das Fehlen jeglichen Nervennachweises schließt eine genaue Bestimmung seiner Zugehörigkeit aus. Immerhin ist gegenüber einem Zwischenknochen-muskel Zweierlei beachtenswerth: Der Muskel liegt dorsal auf der starken Interosseusfascie, und sein Ursprung greift proximal auf die nächsten Carpalknochen über ohne Verbindung mit dem Metacarpus. Beide Umstände stellen ihn als selbständiges Muskelindividuum hin. Die Frage, ob es sich um abgesprengte Theile von Interossei handelt, wird zu bejahen sein, wenn es gelingt, ihren Nerven vom Ramus profundus des Ulnaris abzuleiten. Umgekehrt werden wir in ihm einen reducirten, auf die Hand verlagerten Strecker des Mittel-

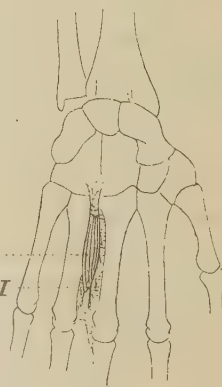
Fig. 5.



(Darstellung wie Fig. 1 und 4.)

Präp.-Nr. 2438. Extensor medii profundus radialis. Orig. carpalis.

Fig. 6.



(Darstellung wie Fig. 1 und 4.)

Präp.-Nr. 2439. Extensor interosseus medii ulnaris.

fingers, ev. Ringfingers erblicken müssen, wenn er seinen Nerven vom gleichen Aste des Radialis erhält.

Eine diesbezügliche Entscheidung liegt meines Wissens für derartige Muskeln an der Hand nicht vor, wohl aber sind Verhältnisse, die sehr hieran erinnern, für den Fuß durch RUGE<sup>1</sup> klargelegt worden:

Man weiß, dass der dem Extensor profundus der Hand entsprechende Muskel am menschlichen Fuß normalerweise auf der Fußwurzel, und zwar am Calcaneus entspringt. Nun hat RUGE gezeigt, dass von diesem Muskel sich Bündel ablösen und ihren Ursprung auf distal vom Fersenbein gelegenen Tarsalknochen nehmen.

<sup>1</sup> l. c.

Sorgfältiger Präparation kann es gelingen, feine Sehnenzüge als Verbindung beider Muskeltheile darzustellen. Andererseits können normale oder überzählige Sehnen des kurzen Zehenstreckers mit Knochen des Metatarsus oder mit Aponeurose, Muskelfleisch oder Fascie eines Interosseus sich verbinden. Von diesen verschiedenen Typen leiten sich Formen ab, bei welchen jeder Zusammenhang mit dem Extensor brevis fehlt: Muskelchen, welche am Tarsus oder

Fig. 7.

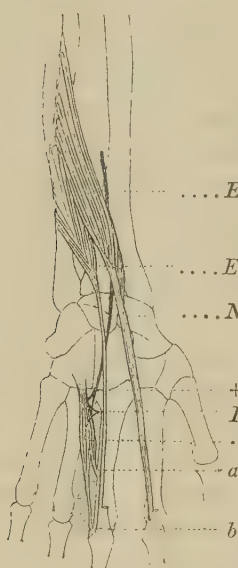
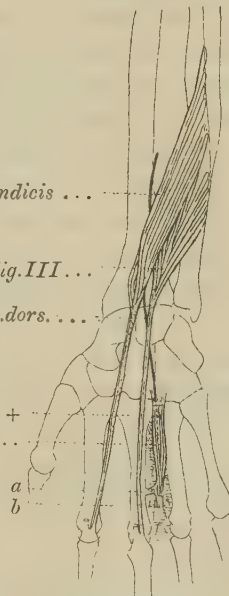


Fig. 8.



(Darstellung wie Fig. 1.)

Präp.-Nr. 2144. Extensor indicis et medii profundus, Extensor interosseus III ulnaris. Innerv. radialis et ulnaris. *a* Insert. metacarpea. *b* Insert. phalangea. + Innervatio radialis.

(Darstellung wie Fig. 1.)

Präp.-Nr. 2445. Extensor indicis et medii profundus, Extensor interosseus III ulnaris. Innerv. radialis. *a* Insert. metacarpea. *b* Insert. ad fasciam + Innervatio radialis.

Metatarsus entspringend, dorsal den Zwischenknochenmuskeln aufliegend, an letzteren oder an Mittelfußknochen sich festsetzen. Solche erscheinen natürlich oft wie Theile der Interossei; doch weist sie ihre Innervation, die hier wie bei den oben beschriebenen Muskelabzweigungen stets genau festgestellt wurde, dem Extensor digitorum brevis zu.

Liegen nun in den Befunden an der Hand wohl verwandte Dinge vor? Dieser Punkt verlangt nach dem Ausgeführten eingehende



Untersuchung, die vor Allem die Innervation zu studiren hat. Konnte das beim zuletzt beschriebenen Präparat nicht geschehen, so war ich bei weiteren glücklicher, weil dieselben rechtzeitig zu meiner Beobachtung kamen.

In den Präparaten von Fig. 7 und 8 handelt es sich um die beiden oberen Extremitäten eines 27jährigen Schweizers aus der Gegend von Zürich.

An der dorsalen Seite der distalen Hälfte der Ulna entspringen zwei Muskelabtheilungen, aus welchen in der Höhe des Radiusendes neben einer starken Sehne für den Index eine wohlentwickelte Sehne für den Mittelfinger hervorgeht, die sich ulnarwärts vom Extensor digitorum communis mit der Dorsalaponeurose des Mittelfingers verbindet. Dieser Befund ist an beiden Armen der gleiche. Rechts findet sich weiterhin, ulnar neben dem Metacarpus des dritten Fingers, dorsal auf der Fascie des Interosseus und der auf dieser gelegenen Arteria metacarpea dorsalis, ein flaches Muskelchen mit aponeurotischem Ursprung auf den Bändern der nächsten Carpalknochen. Eine dünne Insertionssehne zieht vorwärts zur Sehnenplatte auf dem Rücken des Mittelfingers. Ein besonderes Muskelästchen inserirt mit flacher Aponeurose am dritten Metacarpus, etwas distal von der Mitte desselben. Die linke Hand trägt an gleicher Stelle ein ähnliches Muskelchen, doch beträchtlich kleiner. Wie rechts ist sein Ursprung am distalen Rande des Carpus und eine seiner Insertionen am Mittelfinger-Metacarpus. Eine Endaponeurose erreicht die Phalanx nicht, sondern löst sich vorher in der Fascie der Interossei auf.

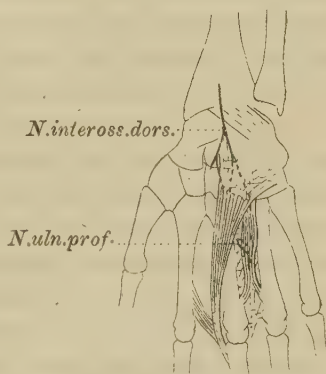
Gerade dieser letztere Muskel konnte leicht Gefahr laufen, übersehen oder für einen Theil des Interosseus gehalten zu werden. Die Insertion an einem Mittelhandknochen ist zwar ungewöhnlich; doch sind solche auch vom ersten Zwischenknochenmuskel bekannt. Da wir aber die Untersuchungen von RUGE über ähnliche Muskelchen vom Fuß kennen, und andererseits oben ein Herabsteigen von Theilen des tiefen Fingerstreckers auf die Hand gesehen haben, so müssen wir speciell im Hinblick auf die andere Hand an eine Ableitung vom letztgenannten Muskel denken. Dafür spricht sein Carpusursprung und seine Lage zur Arteria metacarpea und Fascia interossea. Letztere bildet den Abschluss der, wie schon gesagt, ursprünglich volaren Interossei dorsalwärts, und die Lage der Arterie entspricht ihren Beziehungen zur Streckmuskulatur. Doch kann eine sichere Entscheidung natürlich nur durch den Nerven gegeben werden. Und

da fand sich, dass der Nervus interosseus dorsalis sich zu diesem Muskelchen genau so verhielt wie in Fig. 4. Sein feines Stämmchen tritt unter die dünne Aponeurose des Muskels und versorgt denselben auf dessen volarer Seite mit zwei Ästen. Der Stamm läuft weiter bis zum Metacarpophalangealgelenk III, wo seine feinsten Enden nicht mehr verfolgt werden konnten. Dieser weiterziehende Stamm zeigt eigenthümliche Beziehung zum Ulnaris. Der Ramus profundus dieses Nerven schießt nämlich durch die Fascie zwischen drittem und viertem Metacarpus einen feinen Zweig dorsalwärts, der sich mit eben jenem letzten Endast des Radialis anastomotisch verbindet. Dieses Übergreifen des motorischen Ulnarisastes über das Gebiet der von ihm versorgten Muskeln dorsal hinaus, ist entschieden merkwürdig; doch wird dadurch die radiale Innervation der Muskelvarietät nicht in Frage gestellt. Denn der Radialisast giebt seine Zweige daran vor seiner Vereinigung mit dem Ulnaris ab, und verdünnt sich, wie das Studium mit der binocularen Präparirlupe zeigt, um das Entsprechende, um erst wieder distal von der Ulnaris-anastomose etwas zuzunehmen.

Noch auffälliger war mir der Befund auf der rechten Seite. Auch dort lässt sich die Innervation durch den Interosseus des Radialis mit Sicherheit konstatiren, und auch dort findet sich die gleiche Anastomose mit einem Ulnarisast. Der letztere ist etwas stärker als der linksseitige, und sendet einen kleinen selbständigen Ast in den abnormen Muskel. Dieser besitzt also zwei Nervenversorgungen, eine stärkere vom Radialis und eine feinere vom Ulnaris her.

Nach Abschluss der vorstehenden Untersuchungen fiel mir ein Präparat in die Hand, das so recht als Ergänzung geeignet ist. Es zeigt einen Muskel genau analog dem in Fig. 5 gezeichneten, nur erhält derselbe noch einen kurzen Kopf vom Metacarpus II. Sein größerer Theil entspringt am Capitatum und Hamatum, greift aber mit feinsten Sehnenfasern zurück zum Ligamentum rhomboideum. Seine Insertion liegt mit dem Interosseus dorsalis II an der Dorsal-aponeurose des Mittelfingers. Dem Muskelchen von Fig. 8 entspricht

Fig. 9.



(Darstellung wie Fig. 1 und 4.)  
 Präp.-Nr. 2446. Extensor interosseus  
 medii radialis; idem ulnaris c. insert  
 metacarpea III et IV.

ungefähr an der gleichen Hand ein solches im dritten Zwischenknochenraum. Seine Ursprungsaponeurose schiebt sich unter den ulnaren Theil des ersten Muskels; sein distales Ende gabelt sich in drei Theile, von welchen der mittlere sich mit der Interosseusfascie vereinigt, die beiden stärkeren Seitentheile dagegen an den benachbarten Metacarpen III und IV inseriren. Auf diese Weise erhält der Mittelfinger radial wie ulnar je einen abnormen Muskel. Die Nervenversorgung des radialen erfolgt ausschließlich vom Interosseus des Radialis aus mit zwei Ästchen, die proximal unter die Muskelaponeurose treten. Von dem ulnarsten dieser Ästchen verläuft unter der Ursprungssehne beider Muskelchen durch ein feiner Zweig zum ulnaren derselben. Der gleiche Muskel erhält indessen außerdem einen stärkeren Ast, der zwischen den Interosseusbündeln herauf von der Vola herkommt, also nur dem Ulnaris entstammen kann. Der letztere Nerv selbst war leider zuvor vom Präparanten entfernt worden; da aber der genannte Zweig auch die Äste zum entsprechenden Zwischenknochenmuskel entsendet, so ist seine Natur außer Zweifel.

Außer den beschriebenen Objekten finden sich in unserer Sammlung Zeichnungen und Beschreibungen von zwei Präparaten, welche sich hier einreihen, aber im Original nicht konservirt worden sind. Das eine stellt einen Muskel dar, welcher mit dünner Aponeurose von der gewöhnlichen Ursprungsstelle des Extensor medii profundus an der Ulna entspringt, dessen schmaler Bauch vom Radiocarpalgelenk bis zur Mitte des dritten Metacarpus reicht, und dessen Sehne ulnar neben der Hauptstrecksehne in die Dorsalaponeurose des Mittelfingers eingeht. Am anderen Präparate fand sich ein ebenfalls schmaler Muskel, der am Bandapparat zwischen Hamatum und Triquetrum entspringend und über die Basis Metacarpi III verlaufend, sich mit dem Fleische des Interosseus dorsalis II vereinigt. Von beiden Objekten fehlt die Nervenangabe. Das eine fügt sich zwischen die Präparate von Fig. 2 und Fig. 4 ein, das andere schließt sich der Fig. 5 an.

Welches sind nun die Schlüsse, zu denen wir durch diese Reihe von Thatfachen geführt werden?

Zunächst wollen wir feststellen, dass es sich bei allen diesen Varietäten nicht um Zustände handelt, die im späteren Leben erworben sind. Letzteres zu begründen fehlt jede Ätiologie. Und wenn auch die Möglichkeit einer solchen da oder dort vorliegen könnte, so lässt sich dadurch doch die Wanderung eines Muskelbauches vom Unterarm auf den Carpus in keiner Weise erklären.

Wohl wäre es denkbar, dass durch Druck z. B. der am Unterarm gelegene Theil eines Muskels zur Atrophie und zum Verschwinden gebracht werden kann; niemals aber wird dadurch Auftreten von Muskelsubstanz auf der Hand, also an einer Stelle, wo sich solche normal nicht findet, verursacht, und noch viel weniger das Folgen der Innervation dorthin. Das kann nur auf dem Wege der Ontogenie, i. e. zur Zeit der Anlage und ersten Differenzirung der Muskulatur erfolgen. Und ein ontogenetischer Process muss wieder seine phylogenetische Begründung haben.

Aus den aufgezählten Beispielen erhellt zur Genüge, dass wir es hier mit verschiedenen Ausbildungsformen eines und desselben Muskels zu thun haben. Bei der Bildung der verschiedenen Entwicklungsstufen sehen wir nun ein Hand-in-Hand-Gehen verschiedenartiger Processe. In erster Linie fällt in die Augen ein regressiver Vorgang. Wir sehen, dass ein Muskel unter Einbuße an seiner Größe und Ausbreitung von seiner Stellung am Unterarm verdrängt und auf die Hand verlagert wird, wie dies speciell für den Mittelfingertheil des tiefen Fingerstreckers gezeigt wurde.

Welche Momente für das Verschwinden dieses Muskels am Arme maßgebend waren, entzieht sich unserer Beobachtung. Immerhin möchte ich, ohne mich auf das Gebiet der Hypothese zu wagen, auf einige Thatsachen aufmerksam machen, die mitbestimmend sein konnten.

Eine zur Norm sich ausbildende Variirung der menschlichen Hand muss in Zusammenhang stehen mit der Bevorzugung bestimmter Funktionen von Seiten dieses Gliedes. Nun zeigt es sich, dass die Thätigkeit der Hand, außer in der exakteren und feiner nuancirten Bewegung ihrer Theile, worin der Einfluss der Innervirung zweifellos zu Tage tritt, sich auszeichnet durch die ausgiebige, freiere Beweglichkeit ihrer selbst und des Daumens. Zur Gebrauchsfähigkeit der Hand gehört wesentlich ihre große Rotationsmöglichkeit, und da ist es vor allen Säugethieren der Mensch, dessen Vorderarm die weitgehendste Supination aufweist. Das übt natürlich seinen Einfluss aus auf die Muskulatur, und dieser tritt am deutlichsten hervor beim *Supinator brevis*. Derselbe fehlt in der Regel bei Thieren, welche in Folge von Verwachsung von Radius und Ulna oder aus anderen Gründen überhaupt keine Rotationen im Vorderarm ausführen können, z. B. beim Pferd, den Wiederkäuern, Hasen etc. Wo er unter gleichen Umständen vorhanden ist, fungirt er natürlich nicht als Rotator, sondern als Fixator des Ellbogengelenks. Als solcher wirkt er wohl



auch hauptsächlich vermöge seiner Faserung parallel zur Radiusachse bei Hund und Maus, welche einige Beweglichkeit der Unterarmknochen gegen einander besitzen. Eher rotirend kann er bei schieferem Faserverlauf schon wirken bei Katze, Känguruh und Quadrumanen. Bei den letzteren — aus eigener Anschauung kenne ich *Cercopithecus* — finde ich auch im Gegensatz zu den vorher aufgezählten Thieren zum ersten Mal ein Übergreifen des Ursprungs auf die Ulna. Sein größter Theil entspringt aber auch hier wie bei den anderen vom Humerus. Je kräftiger die Supination ausgeführt werden soll, um so mehr müssen die Fasern des Supinator sich quer zur Drehachse des Radius einstellen, um so zahlreichere Fasern müssen ihren Ursprung von der Ulna nehmen. Diese Erscheinung finden wir beim Menschen am weitesten fortgeschritten: Der ulnare Ursprung des Muskels besetzt annähernd  $\frac{2}{5}$  vom proximalen Theil der Elle, während der Humerusursprung relativ unbedeutend ist. Dass damit andere ulnare Muskelursprünge distal gedrängt werden müssen, ist klar und ergibt sich aus vergleichenden Beobachtungen mit Deutlichkeit. Um nur wenige Beispiele anzuführen, entspringt der Extensor indicis bei der Maus (kein ulnarer Ursprung des Supinator) dicht unter dem Ellbogengelenk, bei *Cercopithecus* (ulnarer Ursprung schwach) bis über das mittlere Fünftel der Ulna hinauf und beim Menschen unterhalb der Ulnamitte. Diese Ausbreitung des Supinator darf nun nicht auf Kosten der Daumenmuskulatur geschehen; im Gegentheil, die größere Exkursionsbreite und größere Länge des Daumens verlangen längere, wohlentwickelte Muskeln. Wir sehen denn auch die dorsalen Muskeln des Daumens weiter differenzirt als bei den meisten Säugethieren und mehr sich einschieben an die Ulna zwischen Supinator und Extensor indicis.

Also muss schließlich der Extensor digitorum profundus erhalten, und das macht sich natürlich am ehesten geltend für seine distalsten Abschnitte, d. h. die Extensoren ulnar gelegener Finger.

Der Umstand, dass zwischen den Ursprüngen des Extensor indicis und Extensor pollicis longus niemals eine Lücke auftritt, zeigt, dass die Reduktion des ersteren Muskels nicht das Primäre sein kann; denn dadurch könnten natürlich die Daumenmuskeln oder der Supinator nicht veranlasst werden, ihre Insertion auf der Ulna auszubreiten. Diese Ausbreitung ist ein aktiver Vorgang, verursacht durch das oben Gesagte. Ob daneben noch andere Momente in Betracht kommen, müssen neue Untersuchungen lehren.

Ist das Verschwinden von Theilen des Extensor digitorum pro-

fundus am Vorderarm und die distale Verschiebung des ulnaren Ursprunges des Indikators als Rückbildung aufzufassen, so liegt meines Erachtens in der Ausbildung von Muskelabschnitten der gleichen Gruppe am Handrücken ein progressives Moment. Hieran sind wesentlich betheiligt die *Musculi interossei dorsales*, die damit ihre Verschiebung zur Dorsalseite weiter ausdehnen. Verfolgen wir den Weg, den diese Entwicklung genommen hat, so finden wir am Ende desselben eine Verschmelzung der Abkömmlinge der Extensoren mit Theilen von Zwischenknochenmuskulatur zu mehr oder weniger selbständigen Muskelindividuen. Denn nur auf diese Weise ist die Doppelinnervation zu verstehen, die in zwei Fällen gefunden wurde. Ich erblicke hierin entschieden die Zeichen einer fortschreitenden Entwicklung. Auf einen progressiven Vorgang weist endlich auch die Verdoppelung der Mittelfingerportion des tiefen Streckers hin, die beobachtet wurde in Fall 7 und 8 als Kombination eines Abschnittes vom Unterarm mit einer Abzweigung auf der Hand und in Fall 9 als besonderer radialer und ulnarer Muskel.

Mit Recht wohl wird die Bildung besonderer Sehnen für die einzelnen Finger als Folge einer Differenzirung aus einer gemeinschaftlichen Muskelplatte aufgefasst. Beim tiefen Strecker der menschlichen Finger zeigt sich in der Regel nur eine ulnare Portion für den Zeigefinger entwickelt; doch kommt es als fortgeschrittene Bildung häufig genug zum Auftreten einer gesonderten radialen Sehne des *Extensor indicis* (vgl. Fig. 1), wie sie bei manchen Thieren als einzige Form für diesen Finger sich findet. In analoger Weise lässt sich die Entwicklung eines radial gelegenen Mittelfingerabschnittes für sich allein oder zugleich mit einer ulnaren Portion auffassen. Eine ähnliche Differenzirung können auch die Ursprünge des *Extensor profundus* durchmachen, wie die Fig. 2, 7 und 8 lehren.

Noch eine Frage habe ich zu streifen, um sie allerdings gleichzeitig von der Hand zu weisen. Es ist an die Möglichkeit zu denken, dass die Wanderung des *Extensor digitorum profundus* in aufsteigender Richtung, d. h. von der Hand zum Arm, erfolge. In der That deuten die Befunde an Reptilien und niederen Sängern darauf hin, dass dieser Process im Laufe der Phylogenie einmal sich geltend machte. Davon ausgehend könnten die Varietäten beim Menschen Reminiscenzen an solche frühen Zustände sein.

Allein abgesehen von den Verhältnissen bei dem Menschen näher stehenden Zwischenformen, rechtfertigt sich eine solche Anschauung beim Menschen selbst nicht. Verläuft die Wanderung des Muskels

hier in umgekehrter Richtung, so ist das, was wir als Ende des Processes aufgefasst haben, nämlich die Verschmelzung von Abkömmlingen der Extensoren mit Theilen der Zwischenknochenmuskeln, der Ausgangspunkt. Ein solcher Zustand kann aber schlechterdings nicht als primär angesehen werden, und darum auch nicht den Beginn des Entwicklungsganges darstellen. Dieser verläuft vielmehr in gleicher Weise, wie es RUGE<sup>1</sup> für den homologen Muskel der Beckenextremität überzeugend nachgewiesen hat, nämlich von proximalen Skeletabschnitten auf distale herabsteigend.

Der Schlusspunkt dieser Ausbildung ist von besonderem Interesse. Es ist die Verschmelzung der carpalen Theile des Streckers mit den von volaren Muskeln stammenden Interossei zu besonderen Muskelindividuen. Der physiologische Effekt hiervon ist eine Verstärkung der Zwischenknochenmuskeln, und in anatomischer Hinsicht ist merkwürdig die doppelte Innervation aus zwei verschiedenen Nervengebieten. Damit reihen sich diese *Musculi extensores interossei manus* anderen ebenfalls komplexen zweinervigen Muskeln an, wie *Brachialis* und *Adductor magnus*. Ganz ähnliche Dinge mögen SCHOMBURG<sup>2</sup> vorgelegen haben, als er Äste des *Nervus peroneus profundus* an die *Musculi interossei* des Fußes herantreten sah.

Man sieht, dass ich damit die Ansicht derer vertrete, welche einzig und allein die Innervation für sicher bestimmend halten in der Beurtheilung der genetischen Stellung eines Muskels. Ich stehe damit auf dem Standpunkt der überwiegenden Mehrzahl der Fachgenossen. Hiergegen hat sich in neuerer Zeit KOHLBRUGGE<sup>3</sup> gewandt und behauptet, dass nach Nerven allein keine Homologie bestimmt werden könne. Ich finde in KOHLBRUGGE's Angaben keinen Grund, mich ihm anzuschließen. Wenn er findet, dass ein Muskel, von welchem er selbst eine polymere Anlage annimmt (*Otocervicalis*, *Flexor digitorum profundus* der Schulterextremität), mit Reduktion seiner Segmentzahl bei verschiedenen Thieren von verschie-

<sup>1</sup> Untersuchung über die Extensorengruppe am Unterschenkel und Fuße der Säugethiere. *Morph. Jahrbuch*. Bd. IV. Suppl. 1878.

<sup>2</sup> Untersuchung der Entwicklung der Muskeln und Knochen des menschlichen Fußes. Preisschrift. Göttingen 1900.

<sup>3</sup> KOHLBRUGGE, a) Muskeln und periphere Nerven der Primaten mit besonderer Berücksichtigung ihrer Anomalien. *Verh. Akad. Wet. Amsterdam*. D. 5. 1897. b) Die Homotypie des Halses und Rumpfes. *Archiv Anat. und Phys. Anat. Abth.* Jahrg. 1898.

Vgl. auch v. BARDELEBEN, Muskeln und Muskelmechanik. *Erg. Anat. und Entwicklungsgeschichte*. Bd. IX. 1900.

denen Nervenmetameren versorgt wird, so beweist er damit nur, dass von den zahlreicheren Muskelmetameren der ursprünglichen Anlage bald hier das eine, bald dort das andere zur Ausbildung gekommen ist, eine übrigens längst bekannte Thatsache. Für seine Behauptung resultirt daraus keine Stütze. Nebenbei nimmt KOHLBRUGGE wohl mit Recht Beziehungen des Omocervicalis zur Muskelgruppe des Accessorius an, und das Verhältnis dieses Nerven zu den Cervicalnerven ist auch durch seine Untersuchungen keineswegs so klargelegt, dass darauf hin weitgehende Schlüsse berechtigt wären. Wenn KOHLBRUGGE zur Feststellung der Homologie der Spinalnerven mikroskopische Untersuchungen ihres Faserverlaufes im Rückenmark verlangt, so muss gerade dies Beweisverfahren ihm selbst für seine Anschauung auferlegt werden.

Wir sehen im ganzen Gebiet der vergleichenden Anatomie die Thatsache hundertfach wiederkehren, dass homologe Muskeln, mögen sie nach Form, Lage, Funktion etc. noch so sehr variiren, stets von homologen Nervengebieten versorgt werden, wenn es sein muss auf großen Umwegen (N. phrenicus); wir sehen, dass anscheinende Homologie bei ungleicher Innervierung sich nicht aufrecht erhalten lässt. Alle diese Dinge sind so vielfach begründet<sup>1</sup>, dass dagegen einzelne Vermuthungen — denn mehr sind die von KOHLBRUGGE geäußerten Ansichten nicht — keine Geltung erlangen können.

Doch sei dem wie ihm wolle, für meine gegenwärtigen Untersuchungen ist ein Herabrücken von Theilen der Extensorengruppe, also Muskeln des Radialisgebietes, auf die Hand und andererseits der Übergang von Bündeln der Interossei vom Ulnarisgebiet in jene auch auf anderem Wege erwiesen, dass über die Natur der Extensores interossei als diploneure Muskelverschmelzungen ein Zweifel nicht bestehen kann.

Zürich, December 1901.

---

<sup>1</sup> Eine zusammenfassende Besprechung dieser Fragen findet sich bei RUGE: Verschiebungen in den Endgebieten der Nerven des Plexus lumbalis bei Primaten. Morph. Jahrbuch. Bd. XX. 1893.



# Über den Ursprung des Kopfskeletes bei Necturus.

Von

**Georg Buchs,**

prakt. Arzt.

---

*(Aus dem anatomischen Institute zu Würzburg.)*

---

Mit Tafel XXVI—XXVIII.

## Einleitung.

In den letzten zehn Jahren ist von verschiedenen Seiten der Versuch gemacht worden, das Skelet vom äußeren Keimblatt abzuleiten.

KATSCHENKO hat zuerst behauptet, dass im Kopf der Selachier-Embryonen eine Anzahl von Zellen der Neuralplatte sich nicht an der Bildung des Nervensystems theilnehme, sondern den Mesenchymzellen sich anschließe, um später, gleich denselben, sich in Knorpelsubstanz zu differenzieren. Nach der Meinung KATSCHENKO's wäre das Mesenchym nichts Anderes als die Summe der Embryonalzellen, welche unbenutzt gelassen sind bei der Bildung der epithelialen Organe.

GORONOWITSCH behauptet auch, dass solche Zellen ektodermalen Ursprungs zur theilweisen Bildung der Knochen bei den Vögeln mitwirken.

Ähnliche Auseinandersetzungen sind bei VON KUPFFER zu finden.

Die Hauptarbeit in diesem Sinne, welche gleichzeitig alle jene Ansichten zusammenfasst, ist von Miss JULIA B. PLATT verfasst und im »Morph. Jahrbuch« herausgegeben worden. Der Titel des Werkes

lautet: »Die Entwicklung des knorpeligen Schädels und der branchialen und hypoglossalen Muskulatur bei *Necturus*«<sup>1</sup>.

Durch die angeführten Meinungen über den Ursprung des Skeletes veranlasst, stellte Miss PLATT Untersuchungen an bei einem in Nordamerika einheimischen Amphibium, dem »*Necturus maculosus* Raf.«. — Als Resultat ihrer Studien stellt sie unter Anderem den Satz auf, dass die Visceralknorpel und die vordere Spitze der seitlichen Schädelbalken bei *Necturus* von Zellen ektodermalen Ursprungs, welche sie »Mesektodermzellen« nennt, gebildet werden. Nur die übrigen Theile des Cranium sollen von mesodermalem Ursprung sein. — Ein solcher Schluss ist von der größten Bedeutung in der Embryologie. Denn mit dem effektiven Nachweis, dass ein Theil des Skeletes nicht vom Mesoderm, sondern vom Ektoderm, die übrigen Skeletstücke dagegen und die Stützsubstanz überhaupt vom mittleren Keimblatt entstehen, würde die ganze Lehre von der »Specificität der Keimblätter« sehr ins Schwanken gerathen. — In Folge dessen haben die Untersuchungen von Miss PLATT ein gewisses Aufsehen erregt. Der Grund, warum die Schlüsse von Miss PLATT bis zum heutigen Tage nicht widerlegt wurden, liegt darin, dass man dieses Amphibium, *Necturus*, in Europa nicht findet.

Herr Professor STÖHR hat sich das nöthige Material aus Amerika schicken lassen, und durch seine Liebenswürdigkeit bin ich in die glückliche Lage versetzt worden, vollständige Serien von Präparaten, von den jüngsten Stadien an, also das gleiche Material aus denselben Entwicklungsstadien, wie Miss PLATT untersuchen zu können.

In dieser Abhandlung wird öfters vom Mesenchym oder Zwischenblatt die Rede sein. Mit diesem Wort bezeichnen nicht alle Autoren dieselben Zellen. Miss PLATT z. B. verwechselt häufig die Mesenchymzellen mit den Anlagen der Nerven oder der Ganglien. Es sei mir desswegen gestattet, eine kurze geschichtliche Übersicht der Mesenchymtheorie zu geben, um daran zu erinnern, was man eigentlich Mesenchym nennt und um zu zeigen, dass das Zwischenblatt nichts mit dem Ektoderm zu thun hat, sondern ein den mittleren Keimblättern gleichwerthiges Produkt darstellt, in so fern es denselben Ursprung hat und sich nur durch seine Entstehungsweise, sowie durch seine histologische Beschaffenheit von denselben unterscheidet.

<sup>1</sup> The Development of the Cartilaginous Skull and of the Branchial and Hypoglossal Musculature in *Necturus* by JULIA B. PLATT (Morph. Jahrb. Bd. XXV).

Früher fasste man überhaupt alle Embryonalzellen, welche zwischen die beiden primären Keimblätter eingeschoben sind, unter dem gemeinsamen Namen des mittleren Keimblattes zusammen. Man nahm für dasselbe eine einheitliche Entstehungsweise an. Seitdem aber HIS im Jahre 1868 seine »Parablasttheorie« entwickelte, welche zwar keinen Anklang fand und wegen der eigenthümlichen Vorstellungen über die Entstehung des Parablasts erfolgreich von HAECKEL bekämpft wurde, haben mehrere Forscher diese Frage erörtert. Seitdem HERTWIG seine »Cölomtheorie« (1881) veröffentlichte, pflegte man an Stelle der alten unbestimmten zwei neue schärfere Bezeichnungen, »mittleres Keimblatt im engeren Sinne« und »Mesenchym« zu gebrauchen.

Der Gegensatz zwischen mittlerem Keimblatt und Mesenchym ist folgender. Die mittleren Keimblätter sind Lagen von epithelial angeordneten Embryonalzellen, die durch einen Faltungsprocess aus dem inneren Keimblatte entstehen, wie dieses durch Faltung aus der Keimblase entsteht. Das Mesenchym dagegen, das bei den einzelnen Thierstämmen zu sehr verschiedenen Zeiten der embryonalen Entwicklung gebildet wird, entsteht in der Weise, dass zuerst eine gallertige Grundsubstanz von den Epithellamellen abgeschieden wird und dass dann aus bestimmten Bezirken der Keimblätter einzelne Zellen, welche aus dem epithelialen Verbande sich frei machen, in diese gallertige Grundsubstanz einwandern. Und zwar lösen sich diese Zellen bei niederen Thieren aus dem primären inneren Keimblatte schon im Stadium der Gastrulation; bei höheren Organismen hingegen, wie bei den Wirbelthieren, geht der Ursprung des Mesenchyms von den mittleren Keimblättern selbst aus, nachdem also alle vier Keimblätter gebildet sind. Eine Entstehung des Mesenchyms findet dann an verschiedenen Stellen des mittleren Keimblattes statt, besonders an den Ursegmenten, ferner am Darmfaserblatt und am Hautfaserblatt.

Wir sehen also, dass bei niederen Thieren mittleres Keimblatt und Mesenchym aus dem primären inneren Keimblatt entstehen, und dass das Mesenchym bei den Wirbelthieren vom mittleren Keimblatt selbst seinen Ursprung nimmt. Die Unterscheidung zwischen mittlerem Keimblatte und Zwischenblatte lässt sich also nur in histologischer Hinsicht rechtfertigen. Das Mesenchym stellt nämlich in seiner primitiven Form ein Gallertgewebe dar. »Unter Keimblatt dagegen versteht man«, wie HERTWIG sagt, »eine Lage von epithelial angeordneten, eine Oberfläche begrenzenden Embryonalzellen.«

Ursprünglich besteht die Aufgabe des Zwischenblattes darin, eine Füll- und Stützmasse zwischen den Epithelblättern zu bilden. Daher steht es auch in seiner Ausbreitung zu diesen in enger Abhängigkeit. Bei allen höheren Organismen, vornehmlich bei den Wirbelthieren, gewinnt das primitive gallertige Zwischenblatt auf dem Wege histologischer Sonderung einen verwickelten Bau. Auf diese Weise giebt es einer großen Reihe verschiedener Organe den Ursprung, unter Anderen den knorpeligen und knöchernen Skeletttheilen.

Der Knorpel, der also ein Umwandlungsprodukt des primären Mesenchyms ist, entwickelt sich in der Weise, dass an einzelnen Stellen das embryonale Gallertgewebe durch Wucherung zellenreicher wird, und dass die Zellen Chondrin zwischen sich ausscheiden. Die durch den Verknorpelungsprocess entstandenen Theile sondern sich von ihrer weicheren Umgebung schärfer ab.

Da das Mesenchym mit dem Ektoderm in keinerlei Beziehung steht, ist es leicht einzusehen, dass Organe oder Gewebe, welche aus zerstreuten Mesenchymzellen gebildet werden, auch dem Ektoderm fremd sind. Nur wenn man eine direkte Loslösung von Ektodermzellen und ein Auswandern derselben in die Anlagen der Visceralknorpel bewiesen hätte, könnte man mit Recht behaupten, dass dieser Knorpel seinen Ursprung dem Ektoderm zu verdanken hätte.

Dem zufolge werde ich mich im Laufe dieser Arbeit bemühen, erstens die Skeletanlagen der Visceralbögen von den jüngsten Entwicklungsstadien an bis zu demjenigen, wo Knorpel, leicht erkennbar an dem homogenen Chondrin, fertig gebildet ist, genau zu verfolgen zweitens die Beziehungen der Skeletanlagen der Visceralbögen zu den benachbarten Gewebsarten zu untersuchen, um dann entscheiden zu können, ob die Theorie von Miss PLATT begründet sei oder nicht.

### Methoden der Untersuchung.

Die meisten Objekte wurden in ZENKER'scher Flüssigkeit nach der Methode, welche in der allgemeinen Technik von STÖHR's »Lehrbuch der Histologie« ausführlich beschrieben ist, fixirt. Die Schnitte wurden mit dem Mikrotom angefertigt.

Die meisten Köpfe sind in querer Richtung geschnitten worden, doch leisteten mir auch sagittale Längsschnitte gute Dienste, besonders beim Studium der vorderen Balkenspitzen, sowie beim Nachforschen der Beziehungen zwischen Branchialmuskulatur und Skeletanlagen der entsprechenden Visceralbögen.



Die Dicke sämmtlicher Querschnitte betrug  $\frac{1}{100}$  mm, diejenige der Sagittalschnitte 10 und 15  $\mu$ .

Die Querschnitte waren in Boraxkarmin durchgefärbt und mit Hämalau und Eosin nachgefärbt worden. — Die Sagittalschnitte sind in 5%igem Sublimat-Eisessig fixirt und einfach mit Hämalau und Eosin gefärbt worden.

Es lagen mir von jedem Stadium Schnittserien vor, die ich sämmtlich bei mittlerer Vergrößerung untersucht (eine große Reihe wurde gezeichnet) und überall bei starker Vergrößerung kontrollirt habe. Auf den Tafeln dieser Arbeit konnte ich nur eine beschränkte Zahl von jenen Zeichnungen wiedergeben. Ich habe eine Auswahl unter den bestgeeigneten getroffen.

Auf den Abbildungen ist ein hellbrauner Grundton angenommen, der gleichzeitig die zerstreuten indifferenten Zellen des Zwischenblattes darstellen soll. Die Darmwandungen, das Epithel der Visceralspalten, das Ektoderm, sowie das Gehirn und die Nervenanlagen sind dunkelbraun, der Knorpel blau gezeichnet. Bei den jüngeren Stadien, bei welchen noch kein Chondrin gebildet ist, habe ich die Skeletanlagen durch einfache Punktirung dargestellt. Die Anlagen der Muskulatur wird man an der braunen Schraffirung erkennen.

Es sei noch bemerkt, dass in den Präparaten die Zellen sehr schön groß sind, dass aber dieser Vortheil auf der anderen Seite durch den enormen Dotterreichthum des Thieres alterirt wird, was besonders in jüngeren Stadien unangenehm ist.

## I. Theil.

Ich habe es für vortheilhafter gehalten, nicht etwa mit der Beschreibung der Knorpelentwicklung in dem jüngsten Stadium anzufangen, sondern ich werde in umgekehrter Reihenfolge zuerst die Visceralbögen in einem Embryo vorführen, wo die Verknorpelung schon stattgefunden hat, um von da ab immer jüngeren Embryonen mich zuzuwenden. Auf diese Weise wird die Arbeit erleichtert. Die Verhältnisse auf den verschiedenen Abbildungen kann man besser und richtiger deuten, und die ganze Darstellung gewinnt, wie ich glaube, an Klarheit.

Visceralskelet und Schädelbalken bei Necturus von 17 mm Länge.

Die Verknorpelung der Balken und der ersten Visceralbögen erfolgt beinahe gleichzeitig. Der MECKEL'sche Knorpel, das Zungen-

bein und das Skelet des ersten Kiemenbogens verknorpeln fast zur gleichen Zeit, das Skelet des zweiten und des dritten Kiemenbogens etwas später.

Aus einer Reihe von Querschnitten ist es leicht, sich ein Bild des Visceralskeletes vorzustellen.

Fig. 1 zeigt uns drei Knorpeldurchschnitte. Die beiden oberen, seitlich vom Gehirn gelegenen, sind die seitlichen Schädelbalken. Unterhalb der Mundspalte sieht man den vorderen Theil der MECKEL'schen Knorpel, welche vorn mit einander verbunden sind. Desswegen bilden sie ein einziges Stück auf der Schnittfläche.

Auf Fig. 2, welche einen  $110\ \mu$  weiter hinten gelegenen Schnitt darstellt, hat man vier Knorpeldurchschnitte, da die MECKEL'schen Knorpel aus einander getückt sind.

Die Fig. 3, von einem  $30\ \mu$  weiter hinten gelegenen Schnitte stammend, lässt auf der linken Seite, wo der Schnitt etwas mehr rückwärts durch den Embryo geht als auf der rechten, ein neues Knorpelstück erkennen. Es ist lateral und etwas oberhalb vom linken Balken gelegen und ist das vordere Ende des Quadratum, welches von jetzt an auf den Schnitten zu sehen ist.

Fig. 4 ( $130\ \mu$  weiter hinten) zeigt schon die erste Visceralspalte. Die Schnittfläche fällt vor das vordere Ende des Zungenbeins, das nicht sichtbar ist. Linkerseits zwischen Quadratum und Schädelbalken ist das vordere Ende der Quintusanlage zu sehen. Außerdem unterscheidet man unter dem Mikroskop mehrere Muskelanlagen.

Die Fig. 5 ( $160\ \mu$  mehr rückwärts gelegen) lässt sieben Knorpelstücke erkennen: die beiden Balken, die beiden Quadrata und die beiden MECKEL'schen Knorpel, welche nach hinten immer mehr lateralwärts aus einander rücken. Der siebente quer durchgeschnittene Knorpel, in dem Raum zwischen der Mundspalte und den beiderseitigen ventral mit einander verbundenen ersten Visceralspalten gelegen, stellt die vorderen Enden des ersten Basibranchiale und der Zungenbeine dar, welche vorn vereinigt sind. — Beiderseits geht der Schnitt durch das Ganglion Gasseri, das in den Raum zwischen Quadratum und Balken eindringt.

Auf dem Schnitte der Fig. 6, der  $110\ \mu$  weiter hinten liegt, hat sich das Zungenbein beiderseits vom mittleren Stück, dem Basibranchiale I getrennt. Die ersten Visceralspalten sind ventralwärts nicht mehr mit einander verbunden, da der Schnitt durch ihren hinteren und dorsalen Theil geht. Das Quadratum hat nach hinten rasch an Umfang zugenommen, was seiner keilförmigen Gestalt ent-

spricht. Auf der linken Seite ist der MECKEL'sche Knorpel nicht mehr im Bereich der Schnittfläche; dagegen ist dorsalwärts und lateral von der Trigemiusanlage ein neues Knorpelstück, die vordere Wand der Ohrkapsel zu sehen, welche in diesem Stadium schon verknorpelt ist. Endlich sieht man noch das vordere Ende der Chorda dorsalis, deren vorderstes Stück von keinem Knorpel umgeben ist. Erst etwas mehr rückwärts legen sich, wie wir sehen werden, die Balkenplatten an die Seite der Chorda an. Bei *Necturus* fehlt der vordere unpaarige Theil der Balkenplatten am vorderen Ende der Chorda dorsalis. Die Verknorpelung der Balkenplatten entsteht als eine paarige Anlage beiderseits von der Rückensaite, etwas hinter deren vorderem Ende beginnend.

Weiter hinten, auf den folgenden Schnitten, verschwindet das Quadratum vom Bereich der Schnittfläche, ebenso die Trigemiusanlage. Es erscheint die Anlage des Acustico-facialis. Ferner kann man sehen, dass die mediale Wandung der Ohrkapsel nicht von Knorpel abgeschlossen ist.

Auf Fig. 7 (welche einem  $90\ \mu$  weiter hinten befindlichen Schnitte entnommen ist) sieht man den Anfang der zweiten Visceralspalten zwischen erstem Basibranchiale und Zungenbein. Der rundliche Querschnitt der Schädelbalken hat sich allmählich in ein wagrechtes Oval umgewandelt. Die Formverhältnisse des Balkens sind beim *Necturus* etwas andere als bei *Triton* und *Siredon*, bei welchen STÖHR gezeigt hat, dass die Balken bald hinter ihrem vorderen Ende eine fast senkrechte Platte an der Seite des Hirnes darstellen.

Die Fig. 8 giebt einen  $580\ \mu$  mehr rückwärts gelegenen Schnitt wieder, der durch den hinteren Theil der Ohrkapsel geht. Die Balken haben sich mit den Balkenplatten vereinigt, welche an der Seite der Chorda anliegen und dieselbe theilweise einrahmen. Die Zungenbeine und das erste Basibranchiale sind nicht mehr zu sehen, wohl aber die ersten Kiemenbögen und die zweiten Visceralspalten in ihrer ganzen Ausdehnung. Der Knorpel des linken ersten Kiemenbogens zeigt unterhalb der beginnenden dritten Visceralspalte eine leichte Einschnürung, ein Beweis dafür, dass in diesem Stadium der zweite Kiemenbogen als ein Zweig des ersten entsteht.

An den folgenden Schnitten bleiben die Balkenplatten erhalten und treten in direkte Verbindung mit den Occipitalplatten, so dass in diesem Entwicklungsstadium eine einheitliche Basilarplatte besteht.

Die Fig. 9 zeigt einen Schnitt, der  $170\ \mu$  weiter hinten durch

die Occipitalgegend geht. Beiderseits sind die Occipitalbögen sichtbar. Sie sind mit der Basilarplatte verbunden und erheben sich zu senkrechten Lamellen je an der Seite des Gehirns. — Die Durchschnitte der ersten Kiemenbögen befinden sich mehr lateral. Medial von den dritten Visceralspalten sieht man die zweiten Kiemenbögen.

Aus dieser kurzen Beschreibung des knorpeligen Visceralskeletes kann man sich leicht das Schema der Fig. 10 vorstellen.

Von dem ersten Visceralbogen, dem Kieferbogen, der bekanntlich in zwei Theile zerfällt, Quadratum und MECKEL'schen Knorpel, ist nur der letztere gezeichnet (*Mk*). Die beiderseitigen Bögen sind vorn mit einander verbunden und bilden die knorpelige Grundlage des Unterkiefers. Dieselbe ist selbständig und sowohl vom Quadratum als auch von den übrigen Visceralbögen getrennt. — Hinter dem MECKEL'schen Knorpel liegt der Zungenbeinbogen (*Z.B*), von dem eine mediane, nach hinten gerichtete Anlage entspringt, welche unpaar ist und dem ersten Basibranchiale (*Bb*<sub>1</sub>) entspricht. Etwas weiter hinten lässt das erste Basibranchiale jederseits einen Fortsatz entstehen, den ersten Kiemenbogen oder dritten Visceralbogen. Das hintere Ende des ersten Basibranchiale, das Urobranchiale, dehnt sich nicht weit aus, ist also bei *Necturus* bloß angedeutet. — Ferner kann man sehen, dass der zweite Kiemenbogen als ein Zweig des ersten entsteht. Wie gesagt, bleibt beim *Necturus* auch im verknorpelten Zustand der zweite Kiemenbogen ein Spross des ersten; bei Triton und Siredon dagegen ist das nur im Embryonalzustand der Fall, indem später die zweiten Kiemenbögen sich von den ersten lösen und sich zur Bildung eines zweiten Basibranchiale vereinigen, wie es STÖHR in seiner »Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels«<sup>1</sup> beschrieben hat. — Die dritten Kiemenbögen endlich bilden auch beim *Necturus* mediale Äste der zweiten. Das Schema zeigt uns noch, dass die dorsalen Enden der drei Kiemenbögen mit einander verbunden sind.

Nachdem wir jetzt einen vollständigen Überblick des entwickelten knorpeligen Visceralskeletes und der Schädelbalken gegeben haben, werden wir zu jüngeren Embryonen übergehen, um die Anlagen des knorpeligen Gewebes bis zu ihrem Anfange zu verfolgen.

Bei einem *Necturus*-Embryo von 16 mm Länge waren die Verhältnisse dieselben wie bei dem vorher beschriebenen, mit dem einzigen Unterschiede, dass die Ohrkapseln noch nicht verknorpelt sind,

<sup>1</sup> Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XXXIII.



so dass wir dieses Stadium gut überspringen können. Ich muss jedoch bemerken, dass es das jüngste ist, in welchem wirklicher Knorpel mit der leicht erkennbaren Knorpelgrundsubstanz erscheint.

Von jetzt an bestehen die Skeletanlagen bei den jüngeren Embryonen aus dichtgedrängten Zellen, deren große Kerne von nur wenig Protoplasma umgeben sind. Dotterkörnchen sind in diesen Anlagen nur in sehr geringem Maße vorhanden. Das ganze Gewebe ist scharf charakterisirt und unter dem Namen »Vorknorpel« bekannt.

Vorknorpel beim Necturus von  $14\frac{1}{2}$  mm Länge.

In diesem Stadium haben wir schon keinen Knorpel mehr. Die Knorpelanlage ist durch die soeben erwähnten kompakten Zellmassen dargestellt. Diese schon weit differenzirten Zellenkomplexe sind ziemlich scharf von den benachbarten Mesenchymzellen abgegrenzt, so dass man die Anlagen der Visceralbögen mit Leichtigkeit bestimmen kann. — Die Anlagen der Schädelbalken und Balkenplatten sind jedoch nur auf einer geringen Zahl von Schnitten erkennbar, weil diese Vorknorpelzellen noch viel Dottermaterial enthalten und in Folge dessen kaum von den übrigen Mesenchymzellen unterschieden werden. — Die Vorknorpelanlagen nehmen auf der Schnittfläche viel mehr Raum ein als der entwickelte Knorpel beim Necturus von 17 mm Länge, und sie sind außerdem nicht überall deutlich getrennt, sondern communiciren vielfach mit einander. Die Mesenchymzellen, die den Vorknorpel bilden, haben sich nämlich noch nicht ganz dicht gruppiert, und am Rand einer jeden Anlage kann man einen allmählichen Übergang in die umgebenden Mesenchymzellen deutlich erkennen. Diese letzteren fahren noch fort, sich dem Vorknorpel anzugliedern, indem sie sich ihrer Dotterplättchen theilweise entledigen, ein Zeichen der beginnenden Differenzirung. Noch weniger deutlich sind die Grenzen, wenn wir kleinere Embryonen studiren. Von einem Auswandern von Vorknorpelzellen aus den Nervenanlagen oder etwa aus dem äußeren Keimblatt kann an keiner Stelle die Rede sein. Überall, sogar in den jüngsten Stadien der Entwicklung, sind die Ganglien ganz scharf von dem umgebenden Mesenchym abgesondert, und man kann nur eine Vereinigung derselben einerseits mit dem Gehirn und andererseits mit Ektodermverdickungen nachweisen, weil sie ja ektodermalen Ursprunges sind. Etwas Ähnliches für die Knorpelanlagen des Visceralskeletes ist dagegen nicht zu entdecken.

Betrachten wir einen Schnitt durch einen solchen Embryo von  $14\frac{1}{2}$  mm Länge, Fig. 11. Die Schnittfläche geht rechterseits durch

den vorderen, links durch den hinteren Theil der Ohrblase. Beiderseits ist der Acustico-facialis zu sehen, rechts in seiner größeren vorderen Partie, linkerseits schmaler. Der Schnitt geht ebenfalls durch die Chorda dorsalis. Beiderseits findet sich die Anlage der Schädelbalken, die man aber unter dem Mikroskop nur schwer von der Umgebung unterscheiden kann, weil ihre Zellen noch zahlreiche Dotterplättchen enthalten und nicht sehr dicht gruppiert sind. Die erste Visceralspalte ist gut zu sehen. Der Raum zwischen derselben und der Mundspalte ist mit dichtgedrängten Zellkernen gefüllt, welche von wenig Protoplasma umgeben sind, der Anlage des Basibranchiale I. Unterhalb von der Visceralspalte ist jederseits ein großes Feld ebensolcher Zellen zu sehen, die Anlagen der MECKEL'schen Knorpel. Aus der Abbildung ist noch zu entnehmen, dass man die Anlage des Quadratum von derjenigen des MECKEL'schen Knorpels nicht trennen kann, wie das im verknorpelten Zustande der Fall ist. Ich bemerke noch, dass man bei starker Vergrößerung zahlreiche Kerntheilungsfiguren in den Knorpelanlagen sieht, was auf ein rasches Wachsthum deutet.

Beim Durchmustern der folgenden Schnitte sieht man bald das erste Basibranchiale in drei Theile zerfallen, die Fortsetzung des Basibranchiale I und die beiden Zungenbeinbögen: Zwischen dem Zungenbein und dem ersten Basibranchiale erscheint dann die zweite Visceralspalte, und so weiter gehend würde man dasselbe Gesamtbild bekommen, wie beim *Necturus* von 17 mm Länge, mit dem Unterschied jedoch, dass noch kein Chondrin gebildet ist, und dass in Folge dessen die Verhältnisse weniger scharf ausgeprägt sind.

Gehen wir jetzt zu einem jüngeren Stadium, einem Embryo von 13 mm Länge, über. Auf der ganzen Serie der Querschnitte sind die Verhältnisse eigentlich dieselben wie im vorher beschriebenen Stadium. Desswegen finde ich es am Platze, eine Reihe von Sagittalschnitten zu untersuchen, die durch einen gleichen Embryo, 13 mm lang, angelegt und mit Hämalun und Eosin prachtvoll gefärbt wurden, so dass man deutlichere und lehrreiche Bilder zu Gesicht bekommt. — Die Anlagen des Visceralskelettes treten viel schärfer hervor, weil sie beinahe frei von Dotterkügelchen sind und sich schön blau gefärbt haben (auf den Abbildungen einfach punktiert), während die Muskelanlagen (durch braune Schraffirung dargestellt) zahlreiche durch Eosin roth gefärbte Dotterkörnchen enthalten, so dass der Unterschied zwischen Muskeln und Vorknorpel ein ganz prägnanter ist. Die Darmwandungen und das Epithel der Visceral-

spalten sehen durchaus roth aus wegen des vielen Dottermaterials (auf den Figuren dunkelbraun). Die zerstreuten Mesenchymzellen, die durch den hellbraunen Grundton wiedergegeben sind, kann man unter dem Mikroskop an ihren roth gefärbten Dotterplättchen und den einzelnen blauen Nuclei deutlichst erkennen. Das Gehirn endlich und die Nervenanlagen sind vollständig dotterfrei und erscheinen dunkelblau (dunkelbraun gezeichnet).

Die Fig. 12, ein Sagittalschnitt durch den lateralen Theil des Embryokörpers, lässt die fünf Visceralspalten sowie die Anlagen der fünf Visceralbögen erkennen. Dorsal geht die Schnittfläche durch das Gehörorgan, vorn durch die Augenblase. Die vier hinteren Visceralspalten berühren ventralwärts die Körperoberfläche, die erste reicht nicht so weit<sup>1</sup>. Vor der ersten Visceralspalte liegt die Skeletanlage des Kieferbogens. In der Mitte derselben tritt ein kleines, braunschraffirtes Feld scharf hervor, welches nichts Anderes ist als die Anlage der Mandibularmuskulatur, wovon man sich überzeugen kann, wenn man dasselbe durch mehrere auf einander folgende Schnitte verfolgt, was wir weiter sehen werden. — Zwischen der ersten und der zweiten Visceralspalte unterscheidet man die Skeletanlage des Zungenbeinbogens. In ihrer Mitte sieht man wieder einen länglichen scharf abgegrenzten Bezirk, welcher aber dorsalwärts nicht durch Vorknorpel geschlossen ist, sondern sich frei bis zur unteren Fläche des Gehörbläschens ausdehnt. Dasselbe stellt die Anlage der Hyoidmuskulatur dar. Der hintere Theil der Zungenbeinanlage ist dorsalwärts über der zweiten Visceralspalte durch ein schmales Band mit dem Vorknorpel des ersten Kiemenbogens verbunden. Dieser letztere selbst communicirt mit dem zweiten Kiemenbogen. — Oberhalb des ersten und in der Mitte des zweiten Kiemenbogens sieht man auch zwei kleine Anlagen von Branchialmuskulatur. — Der dritte Kiemenbogen, zwischen der vierten und fünften Visceralspalte gelegen, ist von kleinerer Ausdehnung. — Durch die Betrachtung dieses Sagittalschnittes bekommt man einen schönen Überblick der gesammten Visceralanlagen.

Die weiteren Schnittflächen liegen immer mehr medianwärts. Der nächstfolgende Schnitt, 15  $\mu$  weiter (Fig. 13), zeigt schon interessante Abänderungen. Die Anlage der Mandibularmuskulatur bildet keine Insel mehr inmitten des Vorknorpels. Sie ist dorsal nicht mehr umwachsen und dehnt sich nach dieser Richtung in länglicher

<sup>1</sup> Die erste ist bekanntlich bloß eine rudimentäre Schlundspalte.

Form frei aus. Die erste Visceralspalte bildet auch eine größere Figur. Im hinteren Theil des Kieferbogens sieht man ein querdurchschnittenes Blutgefäß. Zwei Gefäße befinden sich außerdem im ersten und eines im zweiten Kiemenbogen. — Die Skeletanlage des Kieferbogens communicirt in diesem Stadium mit derjenigen des Hyoidbogens durch ein schmales Band von Gewebe, zwischen der ersten Visceralspalte und der ventralen Körperoberfläche hinziehend. — Die Anlage der Hyoidmuskulatur beginnt in ihrem oberen Drittel sich in einen oberen und unteren Theil zu trennen. Die fünfte Visceralspalte berührt die äußere Haut nicht mehr und ist hier mit der vierten verbunden, von welcher sie also einen kurzen Ast darstellt. Zwischen der ersten Visceralspalte und dem Gehörbläschen befinden sich drei Nervendurchschnitte aus der Facialisanlage.

Wir gehen nunmehr zur Beschreibung der Fig. 14 über, welche die nächstfolgende Schnittfläche wiedergibt. Die Skeletanlagen der Kiefer- und Zungenbeinbögen sind immer noch verbunden. Die Zungenbeinmuskulatur ist in zwei Theile zerfallen; der kleinere dorsale berührt die Ohrblase und bildet, nach der Auffassung von Miss PLATT<sup>1</sup>, die Anlage des späteren *Musculus biventer* und wahrscheinlich auch des *M. kerato-hyoideus externus*; der größere ventrale Theil sollte die Anlage des *Musc. mylo-hyoideus* sein. — Man darf wohl annehmen, dass es sich um keine wirkliche Theilung der Muskelanlagen hier handelt, sondern dass diese scheinbare Trennung bloß durch die Lage der Schnittfläche hervorgerufen wird. Beide Theile der Muskelanlagen hängen zusammen, wie wir es in den Fig. 12 und 13 gesehen haben. — Oberhalb der zweiten Visceralspalte und hinter dem Gehörbläschen ist eine neue Nervenanlage ins Gesichtsfeld getreten, der *N. glosso-pharyngeus*.

Auf der Fig. 15, 30  $\mu$  weiter medial, sieht man außerdem die Vagusanlage und vor dem Acustico-facialis den Trigeminus. Im vorderen ventralen Theil der Figur, unterhalb der Kieferbogenanlage, wölbt sich das Ektoderm nach innen und stellt den lateralen Rand der MundEinstülpung dar. Im hinteren Theil der Skeletanlage des Kieferbogens sieht man ein längliches schräg durchschnittenes Blutgefäß. Die Anlage des *Musc. mylo-hyoideus* ist jetzt rings umgeben von dem Gewebe des Zungenbeins. Die vierte Visceralspalte reicht auch nicht mehr bis zur Körperoberfläche und lässt sich an dieser Stelle als ein Spross der dritten erkennen. Die Skeletanlagen der

<sup>1</sup> Morph. Jahrbuch. Bd. XXV. pag. 441.



zweiten und dritten Kiemenbögen sind viel kleiner geworden. Hinter denselben ist die Pericardialhöhle zu sehen.

Der auf Fig. 16 abgebildete Schnitt, 30  $\mu$  weiter, geht schon durch den lateralen Rand des Darmrohres und vorn, unterhalb von der Augenblase, durch das Nasenepithel. Nur noch die zweite und dritte Visceralspalte berühren das Ektoderm. Die erste und die vierte sind schwach angedeutet, und die fünfte steht nicht mehr im Bereich der Schnittfläche. Die Mundeinstülpung ist in einiger Ausdehnung durchgeschnitten und lässt jetzt ganz gut einen vor derselben gelegenen Theil der Knorpelanlage und einen hinteren unterscheiden; beide Theile nur durch ein schmales Stück verbunden. Der hintere Theil allein entspricht der Skeletanlage des Kieferbogens. Das Stück dagegen, welches vor der Mundeinstülpung liegt, ist nichts Anderes als die Knorpelanlage der vorderen Spitze des Schädelbalkens, wie wir es noch besser in der folgenden Abbildung erkennen werden. — Im hinteren Theil der Figur sieht man die Branchialmuskulatur der zweiten und dritten Kiemenbögen mit der perikardialen Wand verbunden.

Der Schnitt, auf Fig. 17 abgebildet, liegt 15  $\mu$  weiter medial; er traf den lateralen Rand des Gehirns, welches gerade hier mit den Anlagen des Quintus und Acustico-facialis in Verbindung steht. Weiter hinten liegt noch der Vagus. Die zweite Visceralspalte allein reicht bis zur ventralen Körperoberfläche. Von der Mandibularmuskulatur ist nur der untere Theil zu sehen, ringsherum von der Skeletanlage des Kieferbogens umgeben, wie auch die Anlage des *Mus. mylo-hyoideus* vom Zungenbeinvorknorpel umschlossen ist. Die Skeletanlagen der Mandibular- und Hyoidbögen sind hier breiter mit einander verbunden als in den mehr lateral gelegenen Schnittflächen. Der Vorknorpel des ersten Kiemenbogens communicirt ebenfalls mit dem dünnen Anfangstheil desjenigen des zweiten Kiemenbogens. Von der Skeletanlage des dritten Kiemenbogens ist nichts mehr zu sehen. Im hinteren dorsalen Theil des Schnittes erscheint das vordere Ende der schon deutlich segmentirten Rumpfmuskulatur. — Die Mundeinstülpung ist mit dem Darmrohr verbunden. Vor dem Mund unterscheidet man hier sehr schön die Anlage der vorderen Balkenspitze.

Die Balken entstehen von vorn nach hinten. Vorn sind sie am meisten, nach hinten zu allmählich weniger differenzirt. Überall sind sie aber scharf abgegrenzt, nirgends hängen sie mit dem Ektoderm zusammen.

Die entsprechenden Verhältnisse habe ich auch auf Querschnitten durch ein gleich altes Thierchen gesehen und verfolgt. Einen solchen sehen wir auf der Fig. 20 wiedergegeben, deren frontale Schnittfläche gerade zwischen Mund und Riechgrube durch die Region geht, wo die vordere Balkenspitze auf Fig. 17 zu erkennen ist. Im unteren Theil der Fig. 20 ist das vordere, bekanntlich nach unten gebogene Stück des Gehirns zu sehen, in Verbindung mit einer kurzen Strecke des linken Opticusstieles. Unterhalb des Gehirns, nahe dem ventralen Rand der Zeichnung, sieht man jederseits einen Haufen von schon deutlich differenzirten Zellen, die ganz gut von den übrigen Mesenchymzellen abgesondert sind, sich jedoch lateralwärts allmählich in dieselben verlieren, was ich auch auf dem Bild durch die Art der Punktirung angedeutet habe. Diese beiden Haufen von sich differenzirenden Mesenchymzellen stellen die ersten Anlagen der vorderen Balkenspitzen dar. Vom Ektoderm sind sie deutlich und scharf abgegrenzt. — Man sieht außerdem, dass diese beiden Haufen von Zellen in der Mitte durch ein schmales Band weniger dichter Zellen zusammenhängen.

Die Schädelbalken sind also in ihrem vorderen Theil eine Strecke weit mit einander verbunden zur Bildung der sogenannten Ethmoidalplatte, ein Verhältnis, welches man auch bei Fischen, dagegen nicht bei Triton und Siredon antrifft. Ferner ist es bemerkenswerth, dass der vordere Skelettheil des ersten Visceralbogens mit dem Balken zusammenhängt, wie es die Sagittalschnitte auf Figg. 15 und 16 lehren. — Wir sehen also, dass schon in diesem frühen Stadium die vorderen Balkenspitzen entwickelt sind.

Gehen wir zur Betrachtung der Fig. 18 über. Die auf ihr abgebildete Schnittfläche ist  $45\ \mu$  von derjenigen der Fig. 17 entfernt. Sie geht durch die lateralen Hervorwölbungen des Vorderhirns und zeigt keine Nervenanlagen mehr. Zwischen dem Darmrohr und dem Centralnervensystem sieht man eine Strecke der Chorda dorsalis. Von den Visceralspalten kann man nur das mediale dorsale Stück der zweiten erkennen. Die Mandibularmuskulatur ist von dieser Stelle an mit derjenigen des Zungenbeinbogens, der Anlage des Musc. mylo-hyoideus, vereinigt. Man kann keine Grenzen mehr zwischen den Skeletanlagen der verschiedenen Visceralbögen finden. — In der Perikardialhöhle ist das Herz durchschnitten.

Zum Schluss dieses Entwicklungsstadiums werfen wir einen Blick auf die Fig. 19, die einen Sagittalschnitt ungefähr durch die Mitte des Embryokörpers darstellt. Es befinden sich natürlich keine

Visceralspalten auf dieser Fläche. Das längliche Stück entodermalen Gewebes, welches die Darmröhre mit der Wandung des Perikards verbindet, entspricht der Schilddrüsenanlage. Vor derselben sieht man die in der Mittellinie vereinigten Anlagen der MECKEL'schen Knorpel, hinter der Thyreoidanlage befindet sich der Vorknorpel des ersten Basibranchiale.

Ich habe diese Serie von Sagittalschnitten durch einen Embryo von 13 mm Länge etwas ausführlicher besprochen und besonders die Beziehungen der Branchialmuskulatur zu den Knorpelanlagen genauer untersucht und beschrieben, weil im folgenden Theil meiner Arbeit diese Verhältnisse mir den Hauptangriffspunkt gegen die Beweisführungen von Miss PLATT liefern werden. — Ich füge noch hinzu, dass in sämtlichen so eben erwähnten Längsschnitten die Knorpelanlagen des Visceralskeletes überall scharf abgegrenzt sind, sowohl vom Ektoderm als auch vom Nervengewebe.

Wir werden nun die Anlagen der Visceralknorpel in immer jüngeren Embryonen verfolgen. Von jetzt an sind zwar die Verhältnisse viel schwieriger richtig zu deuten, weil bei diesem so dotterreichen Amphibium keine Art von Gewebe ganz frei von Dotterplättchen ist. Der Unterschied ihres Aussehens ist aber immer noch groß genug, um die verschiedenen Anlagen mit Sicherheit von einander abgrenzen zu können. Das Ektoderm und das Nervengewebe enthalten nämlich zahlreiche, aber meist nur winzige Dotterkügelchen, welche denselben ein ganz eigenartiges Aussehen verleihen. Das Entoderm andererseits ist mit großen und kleinen Dotterkörnern in ungeheurer Anzahl gefüllt und enthält nur wenige Zellkerne, die sich nicht so intensiv färben lassen. Die zerstreuten Mesenchymzellen enthalten in ihrem Protoplasma große Dotterkörnchen. Diejenigen Zellen des Zwischenblattes aber, die später zu den Knorpelanlagen werden, zeigen schon eine deutliche Differenzirung dadurch, dass ihre Nuclei sich dunkler färben und dass sie einen großen Theil ihres Dottermaterials verbraucht haben; sie zeigen trotzdem noch viel größere Dotterkügelchen als das Ektoderm und das Nervengewebe und dürfen mit denselben um so weniger verwechselt werden, als sie vielfach einen allmählichen Übergang in die benachbarten Mesenchymzellen erkennen lassen. Die bloße Überlegung sagt uns schon jetzt, dass, wenn diese Zellen sich vom Ektoderm oder von den Ganglienanlagen losgelöst hätten, sie doch dem Ektodermgewebe ganz ähnlich aussehen würden! Man darf sie aber nicht dem Ektoderm zurechnen aus dem einfachen Grund, weil sie

weniger Dotterkörnechen als die übrigen Mesenchymzellen enthalten und weil sie dichter an einander gruppiert sind. Das erste Zeichen der beginnenden Differenzirung besteht doch darin, dass die Zellen, die dazu bestimmt sind, Knorpel zu bilden, viel rascher ihr Dottermaterial verlieren, als die übrigen noch indifferenten Mesenchymzellen, welche später zu einfachem Bindegewebe werden oder als diejenigen Mesodermzellen, die den Muskelanlagen entsprechen. — Nur wenn Stellen zu finden wären, wo der direkte Übergang der Ektodermzellen zu den Knorpelanlagen zu sehen ist, könnte man sagen, dass diese letzteren ein ektodermales Gewebe darstellen. Und zwar sollte man Ektodermverdickungen entdecken, wo nicht nur die Membrana propria unter der Ektodermschicht aufgelöst ist, sondern wo die Zahl der Kerne auch noch vermehrt, womöglich Mitosen an denselben sichtbar sind, und wo über das Hinauswandern von Zellen in die tiefen Schichten des Mesenchyms durch ihre Zahl und Anordnung kein Zweifel herrschen könnte. Denn ein bloßes Verwischsein der Grenze zwischen Ektoderm und Mesoderm wird in manchen Präparaten einfach dadurch bedingt, dass der Schnitt schräg geführt wurde.

Bei der Untersuchung der jüngeren Entwicklungsstadien werde ich nicht sämtliche Serienschnitte beschreiben, weil das oft eine Wiederholung des schon früher Gesagten wäre; sondern ich will aus denselben diejenigen entnehmen, welche interessante Verhältnisse zeigen, im Übrigen nur so viele Abbildungen wiedergeben als nöthig sind, um den Faden bei den Vorweisungen nicht zu verlieren.

Von dem Embryo von  $11\frac{1}{2}$  mm Länge führe ich die Fig. 21 vor, welche einen Querschnitt darstellt, der linkerseits durch die Augenblase und das Ganglion Gasseri geht. Man hat hier die Gelegenheit, den Zusammenhang des äußeren Keimblattes mit tieferen Gewebsschichten, und zwar mit einer Nervenanlage, zu beobachten. Man sieht eine bedeutende Verdickung der Ektodermschicht, welche an einem Punkt ohne Unterbrechung in die Quintusanlage übergeht. Wenn wir diese Stelle bei stärkerer Vergrößerung betrachten, sehen wir, dass das Ektoderm, welches ober- und unterhalb von der Verdickung bloß zwei Reihen von Zellkernen enthält, in der verdickten Stelle dagegen eine große Vermehrung und dichte Anhäufung der Kerne zeigt. An dem Punkt, wo die Grenze des Ektoderms verwischt ist, sieht man zwei Zellen direkt in die Nervenanlage übergehen. Diese letztere enthält auch zahlreiche dunkel gefärbte und eng gruppierte Zellkerne. Ihre Ränder sondern sich scharf von dem



umgebenden Mesenchym ab, und die Zellen ektodermaler Herkunft mischen sich an keiner Stelle mit denjenigen des Zwischenblattes. Man sieht außerdem, dass die Ganglionanlage an ihrer rechten Seite mit dem Gehirn in Verbindung steht, und zwar durch einen Büschel von Nervenfasern, welche in die Hirnsubstanz eindringen. — Zwischen den Nervenanlagen, die vom Ektoderm stammen, und dem letzteren findet man also schon in diesem Embryo von  $11\frac{1}{2}$  mm Länge Schnittflächen, die den Zusammenhang von beiderlei Gewebe zeigen. Bei den Anlagen der Visceralknorpel ist es dagegen nicht der Fall.

Auf der Fig. 22, welche einen Schnitt rechterseits durch den Opticusstiel und linkerseits durch den Anfangstheil des Mundes und die Region der Ohrblase darstellt, sieht man links die Anlage des Kieferbogens. Dieselbe ist vom Ektoderm scharf abgesondert und zeigt in ihrer Mitte einen braun schraffirten Bezirk.

Dieser letztere wird durch eine kleine Gruppe von Mesenchymzellen bedingt, welche mehr Dotterkörnchen und weniger Kerne als die umgebenden Zellen der Skeletanlage enthalten. Vergleicht man diese Insel von weniger differenzirtem Mesenchym mit denjenigen Stellen, welche auf den Sagittalschnitten durch einen 13 mm langen Embryo (Figg. 12—19) auch inmitten der Anlagen des Visceralskelettes zu sehen waren, so erkennt man in ihr die Anlage der Mandibularmuskulatur. — Wir werden auf die diesbezüglichen Figuren noch später zurückkommen, weil Miss PLATT in ihren Auseinandersetzungen ein großes Gewicht auf die Thatsache legt, dass auf gewissen Schnittflächen noch indifferente Mesenchymzellen vorhanden sind, welche rings herum von denjenigen der Knorpelanlagen umschlossen und von denselben ziemlich scharf abgegrenzt sind.

Gehen wir nun zur Betrachtung von Querschnitten durch den Körper eines 9 mm langen Embryos über. In diesem Stadium kann man die Zellen von den Anlagen der Schädelbalken und Balkenplatten nicht mehr auffinden, da sie sich durch kein Merkmal von dem übrigen Mesenchym unterscheiden lassen. Sie haben nämlich noch nicht angefangen, sich zu differenziren, was wohl dem Umstande entspricht, dass die Knorpelgrundsubstanz in diesen Skelettheilen später auftritt als in den Skeletanlagen der Visceralbögen. — Diese letzteren sind gut von der Umgebung zu unterscheiden. Ihre Zellen zeigen schon bei diesem jugendlichen Embryo eine dichtere Gruppierung und eine deutliche Verminderung in der Zahl der Dotterplättchen.

Fig. 23 zeigt einen Querschnitt durch die hintere Region des Gehörorgans. Im ventralen Theil sieht man das vorderste, nach unten gebogene Ende des Gehirns. Rechts wie links erkennt man die Skeletanlage des Kieferbogens. Im oberen Randtheil derselben ist ein Blutgefäß durchschnitten. Die rechte Seite der Schnittfläche, die etwas mehr analwärts liegt, enthält außerdem die Skeletanlage des Zungenbeinbogens, welcher oberhalb und lateral von derjenigen des Kieferbogens gelegen ist. Zwischen Beiden befindet sich die erste Visceralspalte. Beide Anlagen stehen durch einen dünnen Strang von Zellen in Verbindung, die zwischen der ersten Visceralspalte und dem Ektoderm hinziehen. — Zum Verständnis dieser sowie der folgenden Abbildungen muss ich bemerken, dass bei den jüngeren Embryonen, deren Körperform eine andere ist, die Durchschnitte durch die ersteren Visceralbögen bei Betrachtung von auf einander folgenden Schnittflächen nicht lateralwärts, sondern ventralwärts auf einander folgen. Mithin kommt die Skeletanlage des Kieferbogens unterhalb von derjenigen des Hyoidbogens zu liegen. — In der Mitte einer jeden Skeletanlage tritt auf der Figur ein braun schraffirtes Feld hervor, welches der Kiefer- resp. der Hyoidmuskulatur entspricht. Rechts oben sehen wir noch die Anlage des N. glosso-pharyngeus, links unten den hinteren Rand des Nasenepithels.

Die Fig. 24, welche einen bloß  $10\ \mu$  weiter hinten gelegenen Schnitt darstellt, zeigt ungefähr die gleichen Verhältnisse. Unten sind das vordere Ende des Gehirns sowie die Riechgrube verschwunden. Rechts oben hat die Glosso-pharyngeus-Anlage an Umfang zugenommen. Die Skeletanlagen des Kiefer- und des Zungenbeinbogens hängen an dieser Stelle nicht mehr zusammen, sondern sind durch die erste Visceralspalte scharf von einander getrennt.

Auf der Fig. 25 liegen die Organe beiderseits ziemlich symmetrisch. Im rechten Zungenbeinbogen bildet die Anlage der Hyoidmuskulatur keine Insel mehr, sondern sie läuft am lateralen Rand frei aus. — Wirft man einen Blick auf die Sagittalschnitte (Fig. 12 bis 19), so versteht man leicht, wie dieses Bild zu Stande kommt. Diese Stelle lehrt uns wieder, dass jene scheinbaren Inseln von Mesenchymzellen in Wirklichkeit keine abgeschlossenen Bezirke bilden, sondern mit den Muskelanlagen in Verbindung stehen.

Auf der Fig. 26 sind die beiderseitigen Skeletanlagen der Zungenbeinbögen mit einander verbunden. Eine jede hängt ebenfalls mit derjenigen des gleichseitigen Kieferbogens zusammen. Die Muskel-

anlagen sind auch vorhanden. — Auf diesem Schnitt waren im Ektoderm mehrere Zellen zu sehen, die große Dotterkörnchen enthielten. Ich erwähne dies, um zu zeigen, dass die Frage, welchem Keimblatte die Zellen angehören, nicht nach ihrem Gehalt an Dotterplättchen entschieden werden kann.

Unter den folgenden Schnitten ist der auf Fig. 27 abgebildete Schnitt, welcher noch der Vagusregion angehört, erwähnenswerth. Beiderseits sieht man die Anlage des ersten Kiemenbogens. Diejenige des Hyoidbogens ist nicht mehr vorhanden. Links erscheint die zweite Visceralspalte in ihrer ganzen Ausdehnung, rechts nur in ihrem hinteren lateralen Theile. Zwischen der rechten zweiten Visceralspalte und der Darmwandung erstreckt sich die Knorpelanlage in einiger Ausdehnung weiter und bildet einen kleinen nach abwärts gerichteten Vorsprung. Dieses Bild wird durch die Verbindung des vorderen Theiles des ersten Kiemenbogens mit dem Zungenbeine hervorgerufen, welches letztere nicht mehr in den Bereich der Schnittfläche fällt. — Im mittleren unteren Abschnitt der Abbildung ist das hintere Ende der Thyreoidanlage als ein runder Querschnitt gezeichnet.

Auf den folgenden Schnitten finden wir bezüglich der hinteren Visceralspalten und Kiemenbögen ähnliche Verhältnisse. An keiner Stelle können wir einen Zusammenhang zwischen Knorpelanlagen und Ektoderm einerseits, zwischen Knorpelanlagen und Nervengewebe andererseits zu Gesicht bekommen.

Der nächst jüngere Embryo ist  $7\frac{1}{2}$  mm lang.

Die Fig. 28 zeigt einen durch einen solchen Embryo gelegten Querschnitt, der linkerseits durch die Ohrgegend geht und rechterseits etwas mehr analwärts liegt. Links unten sieht man die ventrale Wurzel des Facialis, rechts oben die Glosso-pharyngeus-Anlage. In der Nähe derselben zeigt das Ektoderm eine bedeutende Verdickung, welche auf den folgenden Schnitten mit der Nervenanlage verbunden ist. — An solchen Stellen, die einen direkten Zusammenhang zwischen äußerem Keimblatt und Nervenanlagen zeigen, kann man bei starker Vergrößerung erkennen, dass an der verdickten Stelle die Zahl der Zellkerne des Ektoderms stark vermehrt, und dass die Kerne dicht angehäuft sind. Ferner sind oft zahlreiche Mitosen vorhanden, und an manchen Orten lässt die Anordnung der Zellen keinen Zweifel darüber bestehen, dass sie im Begriffe sind, in die betreffende Nervenanlage auszuwandern. Andererseits kann man nirgends eine Ektoderm- oder Ganglienzelle sich verlieren sehen

in das umgebende Mesenchym, von welchem sie überall scharf abgegrenzt sind. — Für den Zweck unserer Arbeit ist es aber vor Allem wichtig, dass wir die Anlagen der Visceralknorpel näher ins Auge fassen. Desswegen wollen wir von diesem Stadium den Zustand erläutern, welchen eine solche Skeletanlage bei stärkerer Vergrößerung wiedergibt. Auf der rechten Seite der Fig. 28 sehen wir die Anlage des Zungenbeinbogens. Weiter unten, oberhalb von der Augenblase, deutet ein punktirter Strang auf die beginnende Skeletanlage des Kieferbogens hin. Beide Anlagen sind durch die erste Visceralspalte getrennt.

Die Fig. 28 *a* giebt die Stelle zwischen den Linien *a—b* auf der Fig. 28, bei etwa 180facher Vergrößerung, wieder. Rechts sieht man das Ektoderm, links das Entoderm der Darmwandung, welches unten in das Epithel der ersten Visceralspalte und oben in dasjenige der zweiten Visceralspalte übergeht. Zwischen Entoderm und Ektoderm bildet die Anlage des Zungenbeinbogens einen rundlichen, scharf abgegrenzten Bezirk, der beinahe rings herum durch einen deutlichen Zwischenraum isolirt ist. Bei dieser Vergrößerung kann man ganz gut unterscheiden, dass die Skeletanlage aus einer einzigen Schicht von Zellen besteht, welche die Peripherie einnehmen und weiter differenzirt sind als die mittleren Zellen, die der Anlage der Hyoidmuskulatur entsprechen. Die Grenze zwischen beiderlei Zellen ist nur mit Mühe zu entdecken. Ferner enthalten die Zellen der Skeletanlage zwar weniger, aber doch noch viele und große Dotterplättchen. Mit der Betrachtung dieses jugendlichen Embryo nähern wir uns demjenigen Stadium, in welchem die erste Differenzierung der Vorknorpelzellen erfolgt.

Am unteren linken Rand der Skeletanlage des Zungenbeinbogens ist zwar eine Strecke lang zwischen diesen Zellen und denjenigen des Epithels der ersten Visceralspalte keine *Membrana propria* zu sehen. Die relativ große Entfernung der Zellkerne des Entoderms und ihre normale Zahl zeigen aber deutlich genug an, dass hier kein wirklicher Zusammenhang zwischen Entoderm und Skeletanlage besteht, sondern dass das Verwischtsein der Grenzlinie bloß durch die etwas schräge Führung des Schnittes bedingt worden ist. — Ein Schnitt braucht nämlich nur sehr wenig schräg angelegt zu werden, um die Grenzlinie zwischen zwei Gewebslagen zum Verschwinden zu bringen. Das beste Beispiel dafür haben wir in der Retina des Auges, wo die *Membrana limitans externa* nur so weit zu sehen ist, als der Schnitt die Netzhaut genau senkrecht trifft.



Ferner sieht man ohne Weiteres, dass die Mitose, welche am linken Rand der Skeletanlage gelegen ist, sich nicht etwa auf das darüber liegende Entoderm bezieht, sondern der Skeletanlage selbst und allein angehört, was ich übrigens auch auf den folgenden Schnitten kontrollirt habe. Vom Ektoderm endlich ist die Skeletanlage gerade am deutlichsten und durch eine ununterbrochene Membrana propria getrennt. Das äußere Keimblatt zieht ohne Verdickung und ohne Vermehrung seiner Zellkerne an der Oberfläche der Knorpelanlage vorbei.

Bei der Schlussbetrachtung dieser jugendlichen Larve haben wir noch einen Blick auf die Fig. 29 zu werfen, welche einen Querschnitt darstellt, der durch die Anlagen der meisten Visceralbögen geht und die gegenseitige Lage und Anordnung derselben sehr gut wiedergiebt. Der etwas schräge Schnitt geht links durch die Vagusregion, rechts hinter derselben und durch das Nasenepithel. Rechterseits sieht man die Anlagen der vier ersten Visceralbögen mit den entsprechenden dazwischen liegenden Schlundspalten, und linkerseits bloß die drei ersten. Ein jeder folgender Bogen liegt dorsal und etwas mehr lateral zu dem vorhergehenden. Der Grund ist darin zu suchen, dass der Körper des Embryos sich noch nicht in die Länge gestreckt hat wie im späteren Alter, sondern mit seinem Kopfende noch stark nach unten gebogen ist. — Rechts in der Mitte, links an entsprechender Stelle und in der unteren Hälfte der Skeletanlage des Kieferbogens, ist beiderseits noch die Anlage der Mandibularmuskulatur bei einiger Aufmerksamkeit zu unterscheiden. Es handelt sich hier um den ersten Anfang der Muskeldifferenzirung, der in einer etwas dichteren Gruppierung der Mesenchymzellen sich äußert, an welchen ein merklicher Verbrauch des Dottermaterials noch nicht vorliegt. Dadurch sind die Mesenchymzellen schon sowohl von der Knorpelanlage als auch von den übrigen indifferenten Zellen des Zwischenblattes zu unterscheiden.

An einem Embryo von 6 mm Länge gelangen wir endlich zu dem primitiven Entwicklungsstadium, wo die ersten Andeutungen der Differenzirung derjenigen Mesenchymzellen gefunden werden, die dazu bestimmt sind, die Anlagen der späteren Visceralknorpel zu bilden. Nur die Untersuchung mit starker Vergrößerung bietet uns hier verwertbare Resultate. Und zwar kann man die Verhältnisse am besten in den Skeletanlagen des Kieferbogens studiren, der immer in der Entwicklung etwas voran steht. Eine solche Stelle ist auf der Fig. 30 *a* abgebildet, welche den zwischen den Linien *a*—*b*

auf der Fig. 30 eingeschlossenen Bezirk bei stärkerer Vergrößerung darstellt. Auf der linken Seite bildet das Ektoderm die äußere Abgrenzung des Bildes. Oben sieht man die in horizontaler Richtung verlaufende Darmwandung. In dem Winkel, den das äußere Keimblatt und das Entoderm mit einander bilden, befinden sich die Mesenchymzellen des späteren MECKEL'schen Knorpels. Rechts gehen sie allmählich in das übrige Zwischenblattgewebe über. In dem Ektoderm kann man größtentheils zwei Reihen von Kernen unterscheiden, welche auf die epitheliale Anordnung seiner Zellen in zwei Schichten deuten. Unten sind keine Zellkerne der äußeren Ektodermschicht durch den Schnitt getroffen. Weiter oben sind drei über einander liegende Schichten von derartigen Kernen bloß angeschnitten worden, so dass sie kleiner und blasser aussehen als diejenigen der inneren Schicht. — Das Ektoderm ist ferner charakterisirt durch eine unzählige Menge von kleinen Dotterplättchen. Das Entoderm dagegen enthält nur eine Reihe von weiter aus einander stehenden Zellkernen, indessen zahlreiche und größere Dotterkörner. Sämmtliche Mesenchymzellen, die im oberen Winkel und weiter abwärts entlang des Ektoderms gelegen sind, zeigen eine Vermehrung und dichtere Gruppierung ihrer Kerne. Sie enthalten mittelgroße Dotterkugeln, aber in viel geringerer Menge als das Entoderm, oder als die weiter nach rechts gelegenen Mesenchymzellen sie besitzen. Von diesen letzteren sind sie oben ziemlich gut abgesondert, im unteren Theil des Bezirkes dagegen gehen sie allmählich in dieselben über. Diese noch indifferenten Mesenchymzellen enthalten spärlichere, zerstreute Kerne und eine kolossale Menge von großen und mittelgroßen Dotterkörnchen. — Die Grenze zwischen dem Ektoderm und den sich differenzirenden Mesenchymzellen der Skeletanlage ist überall eine scharfe. Das äußere Keimblatt zeigt außerdem keine Verdickung und keine Zellwucherung.

Wir haben auf diesem Bild den primitiven Ursprung des Visceralknorpels gesehen, der sich in einer dichteren Gruppierung der Mesenchymzellen und einem rascheren Verbrauch der Dotterplättchen äußert.

Zum Vergleich erwähne ich noch die Fig. 31, die sich auf einen nur ganz wenig jüngeren Embryo von  $5\frac{1}{2}$  mm Länge bezieht. Der Schnitt geht rechterseits durch die Anlage des N. glosso-pharyngeus und lässt eine bedeutende Verdickung des Ektoderms erkennen, die mit der Nervenanlage in Zusammenhang steht. Betrachten wir nun die Fig. 31 *a*, welche den durch die Linien *a*—*b* abgegrenzten Bezirk

der Fig. 31 bei etwa 180facher Vergrößerung wiedergibt. Dieses Bild zeigt sehr deutlich, wie die Zellkerne im ganzen Bereich der Verdickung in ungeheurer Menge vermehrt und dicht an einander gruppiert sind. Und zwar sind sie auf der größeren medialen Partie der verdickten Stelle angehäuft, in der lateralen Schicht des Ektoderms dagegen beinahe in normaler Anzahl. Als fernerer Zeichen der raschen Zellwucherung sehen wir in der Nähe des oberen inneren Ektodermrandes eine schöne Mitose und weiter nach rechts noch zwei solche weniger deutliche Kerntheilungsfiguren, die auf dem vorliegenden Schnitt nicht in der Mitte getroffen wurden. Das Ektoderm enthält nebst unzähligen kleinen auch zahlreiche größere Dotterplättchen. In seinem unteren inneren Abschnitt geht das äußere Keimblatt direkt, und zwar ohne dazwischen liegende *Membrana propria*, in die Anlage des Glosso-pharyngeus über. — Die Nervenanlage enthält viel weniger, aber doch zahlreiche Kerne, und ihre Dotterkörnchen sind durchwegs von größerem Umfang.

Dieses Bild lehrt uns, dass das äußere Keimblatt an den Stellen, wo es sich an der Bildung von tieferen Gewebsschichten beteiligt, nicht nur eine Verdickung, sondern eine bedeutende Zellwucherung und dichte Gruppierung der Kerne zu zeigen pflegt. — Einen Zusammenhang zwischen Ektoderm und Knorpelanlagen habe ich in keinem von den Serienschnitten dieser jugendlichen Larve entdecken können.

An den vier noch jüngeren Embryonen, die ich mikroskopisch untersucht habe, ist von Knorpelanlagen überhaupt nichts zu finden. Die Anlagen der Nerven jedoch, die ja in der Entwicklung dem Knorpel voran sind, sind schon zu unterscheiden. Allein an gewissen Stellen dieser Nervenanlagen sind Verbindungen mit verdickten Stellen des äußeren Keimblattes zu finden. Sonst findet eine Ablösung von Ektodermzellen, die etwa in das Mesenchym eintreten, nirgends statt.

Fassen wir die Beschreibung der Schnittserien kurz zusammen, so haben wir an den älteren Stadien die Visceralknorpel als getrennte Anlagen erkannt. In den Vorknorpelstadien dagegen besteht ein mehrfacher Zusammenhang zwischen den verschiedenen Skeletanlagen der Visceralbögen. An den jüngeren und jüngsten Embryonen endlich sieht man die Grenzen zwischen Knorpelanlagen und umgebendem Mesenchym mehr und mehr verwischt, da die Vorknorpeldifferenzirung von gewissen Centren aus allmählich zur Peripherie fortschreitet.

In keinem Entwicklungsstadium ist es uns möglich gewesen, einen direkten Zusammenhang zwischen Ektoderm und Knorpelanlagen oder ein Auswandern von Ektoderm- oder Ganglienzellen in diese Anlagen nachzuweisen. — Wir haben vielmehr für *Necturus* eine neue Bestätigung der längst bekannten Thatsache gefunden, dass der Knorpel der Visceralbögen, gleich den übrigen Skelettheilen, aus indifferenten Mesenchymzellen entsteht, und zwar in der Weise, dass letztere zuerst eine stärkere Wucherung und dichtere Gruppierung, verbunden mit einem raschen Verbrauch ihres Dottermaterials, zu zeigen beginnen, um später Knorpelgrundsubstanz zwischen sich auszuscheiden.

## II. Theil.

Die Aufgabe dieses zweiten und letzten Kapitels besteht darin, einen Überblick von dem Werk und der Argumentation von Miss PLATT zu geben, um den Gründen nachzuforschen, welche sie dazu veranlasst haben, einen Theil des knorpeligen Skeletes vom äußeren Keimblatt abzuleiten. Gleichzeitig werden wir eine kurze Kritik ihrer Beweisführungen geben.

Die Arbeit Miss PLATT's beginnt mit der Besprechung eines 11 mm langen Embryos und bildet die Fortsetzung eines früheren Werkes über die »Ontogenetische Differenzirung des Ektoderms bei *Necturus*«<sup>1</sup>.

Es werden eine Reihe von Abbildungen erläutert, um die Entwicklung der Knorpelanlagen und hauptsächlich deren Beziehungen zu einander sowie zu den Anlagen der Branchialmuskulatur bis zum verknorpelten Zustand des Skeletes zu verfolgen. Die Verhältnisse auf allen diesen Schnitten entsprechen mit kleinen Abänderungen der Hauptsache nach denjenigen, die ich bei den älteren Embryonen gefunden habe. Auf keinem Bilde kann Miss PLATT eine Stelle demonstrieren, wo der ektodermale Ursprung des Knorpels nachzuweisen sei. Sie nennt trotzdem die Zellen der Knorpelanlagen »Mesektodermzellen«, weil sie dieselben als Abkömmlinge des äußeren Keimblattes betrachtet. Um den Beweis für die Richtigkeit dieser Anschauung zu finden, verweist sie den Leser auf ihre erste Arbeit. In Folge dessen werden auch wir nicht länger bei der zweiten Abhandlung Miss PLATT's verweilen, sondern in ihrem früheren Werk nach einem guten Argument fahnden.

---

<sup>1</sup> Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XLIII.



In dieser Arbeit hat sie sich veranlasst gefühlt, anstatt von Mesoderm oder Mesenchym zu sprechen, eine neue Unterscheidung zu machen. Sie betrachtet nicht das Mesoderm als ein gleichwertiges Gewebe, sondern unterscheidet in demselben Zellen zweierlei Ursprungs. Pag. 913 sagt sie, diese Unterscheidung sei bei *Necturus* durch die Thatsache geboten, dass im Embryo kein homogenes Mesoderm bestehe, sondern eine Mittelschicht, deren Zellen bis zur Zeit ihrer Differenzirung in die definitiven Körpergewebe das Dotterzeichen ihres Ursprungs tragen! Sie findet deshalb zwischen Ektoderm und Entoderm Zellen zweierlei Art, erstens diejenigen von entodermaler Herkunft, welche geschwollen und, da sie von den ungeheuer großen Dotterkugeln erfüllt sind, verzerrt erscheinen, zweitens jene von ektodermaler Herkunft, welche symmetrisch und hell erscheinen. Die erste Art von Zellen bilden ein Gewebe, welches sie »Mesentoderm« nennt; die zweite Art heißt sie »Mesektoderm«. Wie wir aber weiter in ihrer Arbeit sehen, verwechselt sie die Nervenanlagen mit dem Mesoderm. Sie rechnet dieselben auch zum Mesenchym, und es sind gerade diese Ganglienzellen, die in der That regelmäßig gestellt und hell sind, welche dieses sogenannte »Mesektoderm« bilden. Es handelt sich aber auch in späteren Entwicklungsstadien um wirkliche Mesenchymzellen, um diejenigen nämlich, welche den Knorpelanlagen entsprechen, welche sie dem sogenannten Mesektoderm zurechnet. Dieselben sucht sie einerseits vom Ektoderm abzuleiten, ohne es aber auf irgend einer Abbildung nachzuweisen; andererseits verwechselt sie dieselben vielfach mit den Nervenanlagen selbst. Immer wieder kommt sie auf den Unterschied zurück, der im Aussehen der verschiedenen Mesenchymzellen durch die Zahl der Kerne und die Größe der Dotterplättchen bedingt wird, und das ist die einzige Erklärung, die sie anführen kann, um die fragliche verschiedene Herkunft jener Zellen zu begründen. Miss PLATT erkennt aber nicht, dass die Reduktion des Dottermaterials und die Anhäufung der Kerne in den Knorpelanlagen Zeichen der Differenzirung oder des rascheren Wachstums sind; sondern sie sieht in diesen Verhältnissen nichts Anderes als den Ausdruck eines verschiedenen Ursprungs.

Durch solche Überlegungen sowie durch das Studium ihrer ganzen Abhandlung werden wir zu der Annahme gedrängt, dass Miss PLATT selbst nicht ganz im Klaren ist mit der Unterscheidung zwischen Mesentoderm und Mesektoderm. Hören wir übrigens, was

sie uns auf pag. 391 in ihrer zweiten Schrift<sup>1</sup> sagt: »In my first study on the differentiations of the ectoderm, I assumed, on the authority of the majority, that the axial mesoderm, which arises at the margin of the blastopore, or in the line of the primitive streak, is morphologically a tissue of purely endodermic origin, and in distinction from later ectodermic additions to the 'middle layer', I called this presumably endodermic mesoderm 'mesentoderm'. Subsequent study leads me to doubt whether the axial mesoderm can properly be regarded, even theoretically, as a derivative of the endoderm alone, and in consequence, I return to the familiar appellation 'mesoderm,' using the term, however, to designate a tissue composed of cells of uncertain origin and affinities.«

Den Begriff »Mesektoderm« dagegen will sie beibehalten, und sie gebraucht diesen Ausdruck im ganzen Verlaufe ihrer zweiten Arbeit. — Ich kann es mir aber nicht erklären, wie sie eine solche Benennung noch anwenden kann, da sie doch den Begriff »Mesentoderm« hat fallen lassen. »Mesoderm« sollte dann das früher von ihr »Mesentoderm« genannte Gewebe bedeuten und gleichzeitig noch der Sammelbegriff sein für jenes Gewebe und das »Mesektoderm« zusammen! Warum nennt sie nicht das Mesektoderm ganz kurz Ektoderm? Sie sieht doch in dem Mesektoderm nichts Anderes als wandernde Ektodermzellen. Den Grund dafür kann ich nur darin entdecken, dass Miss PLATT nirgends eine Loslösung und Auswanderung der Zellen aus dem äußeren Keimblatt in die Knorpelanlagen abbilden kann. Desswegen spricht sie von »Mesektoderm«, unter welchen Begriff sie auch die Nervenanlagen einreicht, was zu zahlreichen Verwechslungen Veranlassung giebt; und auf diese verwickelten Verhältnisse wird ihre Argumentation aufgebaut! Sonst würden doch ihre eigenen Abbildungen gegen die Behauptung sprechen, dass der Knorpel des Visceralskeletes vom Ektoderm abstamme!

Betrachten wir nun die Abhandlung über »Ontogenetische Differenzirung des Ektoderms« etwas mehr in den Einzelheiten, so begegnen wir zuerst der Erläuterung einer ganzen Reihe von Schnitten aus den ersten Entwicklungsstadien, in welchen Miss PLATT sich bemüht, mehrere longitudinale Leisten, d. s. Ektodermverdickungen, an der Seite des embryonalen Körpers zu beschreiben. Diese

---

<sup>1</sup> The Development of the Cartilaginous Skull etc. Morphol. Jahrbuch. Bd. XXV. Heft 3.

Verdickungen des äußeren Keimblattes sind theilweise gar nicht auf den Abbildungen an den Stellen, wo sie nach der Beschreibung sein sollen, zu entdecken; theilweise verdanken sie, wenn sie wirklich vorhanden sind, ihre Entstehung einer einfachen Anpassung der Form des Ektoderms an die Modellirung der mittleren Keimblätter. Denn weder in den Figuren, die Miss PLATT uns vorgelegt hat, noch in all den Präparaten, die ich untersucht habe, ist eine von diesen Leisten — Ganglien ausgenommen — zu finden, welche ein besonderes Wachsthum durch Vermehrung der Kerne oder der Mitosen zeigt, in gleicher Weise auch nicht eine Stelle, wo Zellen an das Mesenchym abgegeben werden. Wohl aber sieht man in der sogenannten »lateralen Ganglienlinie« eine Bildung von Nervenanlagen aus dem Ektoderm, wie ich es mehrfach beschrieben habe im ersten Theil dieser Arbeit (s. Figg. 21, 25 und 31 a). Das sind die einzigen Ektodermverdickungen, welchen man eine Betheiligung an der Bildung von tieferen Gewebsschichten, und zwar von Nervengewebe, zuschreiben kann.

Miss PLATT erwähnt ferner (pag. 914) eine Mitose in dem Ektoderm, deren Theilungsebene unter einem Winkel von  $45^{\circ}$  zur Oberfläche liegt, und schließt daraus, dass die beiden Tochterzellen nicht neben einander in derselben Schicht bleiben können, sondern eine in die obere, die andere in die untere Gewebsschicht gerathen müssen, weil die Theilungsebene keinen rechten Winkel mit der Oberfläche bildet. Was das Bild<sup>1</sup> an einem zweischichtigen Epithel — und um ein solches handelt es sich nach der ausdrücklichen Angabe von Miss PLATT — für eine Abgabe von Ektodermzellen an das darunter liegende Mesenchym beweisen soll, ist ganz unverständlich und willkürlich, wie auch die Annahme, dass die Zelle, aus welcher die beiden Tochterzellen hervorgegangen sind, ursprünglich in der äußeren Schicht gelegen habe.

Das Verfahren, welches Miss PLATT bei der Herstellung ihrer Rekonstruktionen zur Illustration jener Leisten angewendet hat, müssen wir überhaupt als ein unvollkommenes erklären. Sie selbst muss übrigens die Unzulänglichkeit der Methode anerkennen; denn sie sagt auf pag. 923, dass sie gezwungen sei, es dem Vorstellungsvermögen der Leser anheimzugeben, sich die Verhältnisse, welche sie ausdrücken möchte, zu erklären!

Es ist ferner interessant zu sehen, wie Miss PLATT auf pag. 936

---

<sup>1</sup> Taf. XXXVII Fig. 10.

die beginnende Differenzirung der Knorpelanlagen beschreibt und welche Fehlschlüsse sie daraus zieht:

»Bis zu diesem Stadium«, sagt sie, »sind die Zellen durch den ganzen Embryo mit Dotter gefüllt, und die Bestimmung der Zellenumrisse ist eben so gut eine Sache des Vermuthens als des Sehens. Doch beginnt es in diesem Stadium klar zu werden, dass in den Zellen des ‚Mesektoderms‘ relativ mehr Protoplasma im Vergleich zum Dotter auftritt, als in denen des ‚Mesentoderms‘, wodurch die Dotterkugeln weit rascher in den Mesektodermzellen abnehmen, die Entwicklung des ektodermalen Gewebes also im Vergleich zu der des entodermalen den Vorsprung erlangt. Dieser Unterschied an den Derivaten der beiden primitiven Keimblätter ist im Körper durchaus nicht so deutlich wie im Kopfe. Die Differenzirung ist sogar am markirtesten in der Trigeminusgegend und wird, sowie man sich dem Embryokörper nähert, allmählich weniger klar. Immerhin ist diese Differenzirung, bis über die Vagusanlage hinaus, eine auffallende Erscheinung an jedem Schnitte durch den Kopf des Necturus, und hält bis zu einem noch späteren Entwicklungsstadium an als dem des ältesten in dieser Arbeit beschriebenen Embryo.«

Dazu bemerken wir, dass diese raschere Differenzirung der Knorpelanlagen und Nervensubstanz im cranialen Theil des Embryo sich einfach dadurch erklären lässt, dass eben das Kopfbild immer in der Entwicklung voran eilt. Der Umstand aber, dass die Skeletanlagen ihr Dottermaterial frühzeitig verlieren, ist kein Beweis für ihre ektodermale Abstammung; letztere ist eine Annahme, die in keiner Weise zu stützen ist.

Weiter schreibt sie noch:

»Obgleich die Dotterdifferenzirung des Mesektoderms und Mesentoderms nun deutlich ist, so ist man doch nicht hierauf allein angewiesen, um sich ein Urtheil über den Ursprung irgend einer Zelle zu bilden, da alle hier angetroffenen Mesektodermzellen noch die Lage behaupten, in welcher sie in anderen Wirbelthieren wiederholt als Ganglienanlagen rein ektodermalen Ursprungs bezeichnet worden sind.«

Anstatt einen anderen Beweis des verschiedenen Ursprungs der Zellen der Knorpelanlagen, die sie Mesektoderm nennt, anzuführen, verwechselt sie dieselben wieder mit Ganglienanlagen!

Man findet noch viele ähnliche unzutreffende Auseinandersetzungen in den beiden Arbeiten Miss PLATT's. Allein jene Citate



werden wohl genügen, den Lesern eine richtige Vorstellung von der Art der Argumentation der Autorin zu geben.

Wir kommen schließlich noch zur Besprechung von zwei Abbildungen aus der Arbeit von Miss PLATT, denjenigen nämlich, welche zur Stütze ihrer ganzen Theorie dienen sollen. Auf der ersten<sup>1</sup>, welche ungefähr der Fig. 22 meiner Arbeit entspricht, zeigt sie uns ein »Rohr von Mesektodermzellen«, die eine solide Gruppe von »Mesentodermzellen« umschließen, und beschreibt es folgendermaßen weiter: »Die Mesentodermzellen sind groß und noch mit Dotter gefüllt. Hier und da findet man einen Kern, welcher den Kernen der umliegenden Gewebe gleich ist. Zwischen dem Mesentoderm und Entoderm einerseits und dem Mesentoderm und Ektoderm andererseits liegen die Mesektodermzellen. Vereinzelte Zellen des Mesektoderms, die zwischen Mesentoderm und Entoderm liegen, mögen zum Vergleich mit den das Mesentoderm bildenden Zellen dienen, deren Ausdehnung, obgleich sie nur theilweise im Schnitte von einander getrennt sind, nach der Lage und Zahl ihrer Kerne genügend bestimmt werden kann, um einen Vergleich mit den Mesektodermzellen zu erlauben. Dass die Zellen der zwei mittleren Gewebe bedeutend von einander verschieden sind, sowohl was Größe als Inhalt betrifft, ist hier ersichtlich, wie auch, dass zwischen den zwei Geweben eine scharfe Trennungslinie besteht« . . . (pag. 943). Und ferner behauptet sie (pag. 944), dass »wenn man das Mesentoderm mit dem Entoderm verglichen hat, es kaum nöthig erscheint, den Ursprung des mandibularen Mesentoderms aus Zellen der dorsalen Wandung des Darmkanals verfolgt zu haben, um das Gewebe als entodermales bestimmen zu können, und dass, wenn man das Mesektoderm mit dem Ektoderm vergleicht, man kaum eines weiteren Beweises bedarf, . . . um überzeugt zu sein, dass wir es hier mit Zellen ektodermalen Ursprungs zu thun haben.«

Wenn wir aber jetzt meine Sagittalschnitte (Figg. 12—19) genauer betrachten, so haben wir nicht viel Mühe zu entdecken, dass jene solide Gruppe von »Mesentodermzellen«, wovon Miss PLATT oben spricht, nichts Anderes darstellt als diejenigen Mesenchymzellen, welche die Anlage der Mandibularmuskulatur bilden, und dass das »Rohr von Mesektodermzellen« dem Vorknorpel des Kieferbogens entspricht. Das eine giebt Muskeln, das andere liefert das Skelet. Die Reduktion des Dotters ist eben ungleich. Damit ist aber noch

<sup>1</sup> Fig. 36 a Taf. XL. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XLIII.

nicht der Beweis einer verschiedenen Herkunft erbracht. Die Lösung von Zellen der Skeletanlagen vom Ektoderm ist ja gar nicht nachgewiesen.

Auf der zweiten Figur<sup>1</sup>, derjenigen, welche nach Miss PLATT das Auswandern von Ektodermzellen in das »Mesektoderm« der Visceralbögen nachweisen soll, verwechselt sie zuerst die Zellen der Knorpelanlagen mit denjenigen des Ganglion Gasseri, und zweitens ist überhaupt gar kein Auswandern von Ektodermzellen an der Stelle wahrzunehmen, wo Miss PLATT es beschreibt. Sie schließt es nämlich einfach daraus, dass auf einer kurzen Strecke keine »Membrana limitans« zwischen Ektoderm und Mesektoderm zu unterscheiden ist. — Allein es geht aus der Abbildung von Miss PLATT mit Sicherheit gar nicht einmal hervor, ob das »Mesektoderm« nicht wirkliches Ektoderm sei, oder aber ob nicht ein Schrägschnitt vorliege. Ferner sind auch keine Mitosen und nicht einmal relativ mehr Kerne da, was doch die erste Bedingung ist, welche auf ein rascheres Wachstum und ein Hinauswandern von Zellen zu schließen erlaubt, wie wir es z. B. in den von mir gezeichneten Stellen, die einen Zusammenhang zwischen Nervenanlagen und äußerem Keimblatt zeigen, im ersten Theil dieser Arbeit vielfach gesehen haben. — In Folge dessen, wenn man auch einen Schrägschnitt ausschließen wollte, würde diese letztere Abbildung von Miss PLATT trotzdem gar keinen Beweis für die Begründung ihrer Theorie liefern.

Auf keiner weiteren Abbildung von Schnitten und an keiner anderen Stelle ihres Werkes giebt sie uns die Veranlassung, einen Nachweis ihrer so bestimmten Behauptungen anzuerkennen.

Folgende Erklärung müssen wir zuletzt noch hören, welche sie in ihrem zweiten Aufsätze (pag. 395) für die Begründung der Annahme einer ektodermalen Abkunft vom Visceralknorpel giebt:

» . . . I know the mesectoderm of Necturus to be of ectodermic origin because I have carefully followed the tissue from its origin, tracing the development through slight degrees of growth, in embryo after embryo, from the very beginning until the stage now described.«

Auf eine solche Beweisführung können wir nicht eingehen. Nur auf dasjenige, was auf Abbildungen zu sehen ist, oder was durch eine klare Argumentation bewiesen wird, kann Rücksicht genommen werden. Nun sehen wir aber, dass Miss PLATT unter dem Namen »Mesektoderm« Gebilde ganz verschiedener Abkunft zusammenfasst,

<sup>1</sup> Fig. 44 a Taf. XLII. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XLIII.

sowohl aus dem Ektoderm stammende Nervenanlagen als auch mesenchymale Gewebe. Welchen Werth sollen wir dann der letzten Erklärung Miss PLATT's beimessen?

Zum Schluss betonen wir nochmals, dass sämtliche Ablösungen von Ektodermzellen, die wir gefunden haben, sich auf das Nervensystem bezogen, nirgends dagegen auf die Knorpelanlagen, und zwar eben so wenig auf die Skeletanlagen der Kiemenbögen als auf diejenigen der Schädelbalken. — Die Theorie von Miss PLATT, nach welcher, neben den Skeletanlagen der Visceralbögen, noch die vorderen Balkenspitzen vom Ektoderm abstammen sollten, indem der hintere Theil derselben Balken vom Mesoderm herzuleiten sei, muss doch schon an und für sich auffallend erscheinen, wenn man bedenkt, dass ein einheitliches Skeletstück, wie es jeder Schädelbalken ist, eine grundverschiedene Herkunft in seiner vorderen und hinteren Abtheilung haben sollte!

Es bleibt mir noch die angenehme Pflicht zu erfüllen, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. STÖHR, für die Anregung zu dieser Arbeit und die freundliche Unterstützung bei der Abfassung derselben meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Herr Prof. STÖHR überließ mir nicht nur das ganze nöthige Material, sondern gestattete mir in liebenswürdigster Weise die Benutzung seines Laboratoriums.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXVI.

- Fig. 1—9. Neun Querschnitte durch den Kopf einer 17 mm langen Larve von *Necturus maculosus* Raf. Etwa 28 mal vergrößert.
- Fig. 10. Visceralskelet von *Necturus*. Schema.  
*Mk* MECKEL'scher Knorpel,  
*ZB* Zungenbein,  
*Bb*<sub>1</sub> erstes Basibranchiale,  
*KB*<sub>1</sub>—*KB*<sub>3</sub> erster bis dritter Kiemenbogen.
- Fig. 11. Querschnitt durch den Kopf einer 14½ mm langen Larve von *Necturus*. Etwa 28 mal vergrößert.
- Fig. 12—14. Drei sagittale Längsschnitte durch den Kopf einer 13 mm langen Larve von *Necturus*. Etwa 28 mal vergrößert.
- Fig. 20. Querschnitt durch den Kopf einer 13 mm langen Larve von *Necturus*. Etwa 28 mal vergrößert.

**Tafel XXVII.**

- Fig. 15—19. Fünf weitere Sagittalschnitte durch den Kopf einer 13 mm langen Larve von Necturus. Etwa 28mal vergrößert.
- Fig. 21 und 22. Zwei Querschnitte durch den Kopf einer  $11\frac{1}{2}$  mm langen Larve von Necturus. Etwa 28mal vergrößert.
- Fig. 23—27. Fünf Querschnitte durch den Kopf einer 9 mm langen Larve von Necturus. Etwa 28mal vergrößert.
- Fig. 28 und 29. Zwei Querschnitte durch den Kopf einer  $7\frac{1}{2}$  mm langen Larve von Necturus. Etwa 28mal vergrößert.
- Fig. 30. Querschnitt durch den Kopf einer 6 mm langen Larve von Necturus. Etwa 28mal vergrößert.

**Tafel XXVIII.**

- Fig. 28 a. Theil der Fig. 28 bei etwa 180facher Vergrößerung.
- Fig. 30 a. Theil der Fig. 30 bei etwa 180facher Vergrößerung.
- Fig. 31. Querschnitt durch den Kopf einer  $5\frac{1}{2}$  mm langen Larve von Necturus. Etwa 28mal vergrößert.
- Fig. 31 a. Theil der Fig. 31 bei etwa 180facher Vergrößerung.





Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.









Fig.1.



Fig.4.

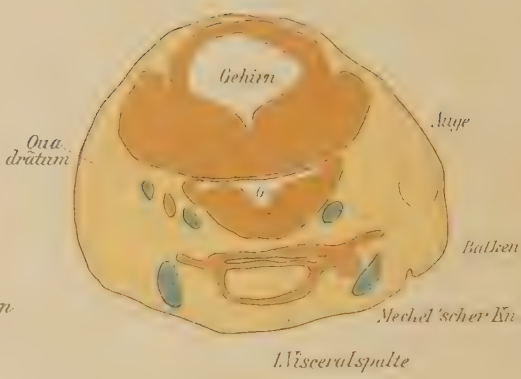


Fig.2.

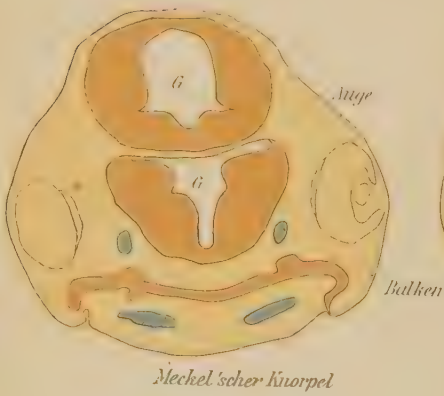


Fig.5.

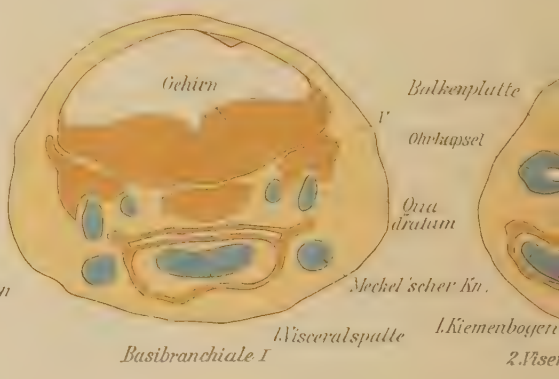


Fig.3.

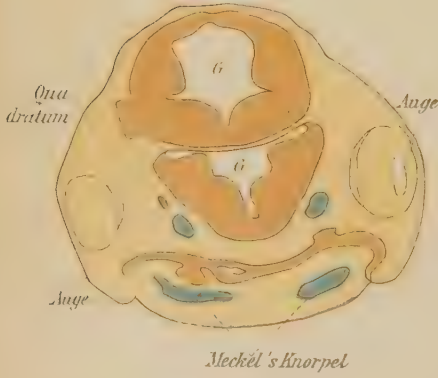


Fig.6.

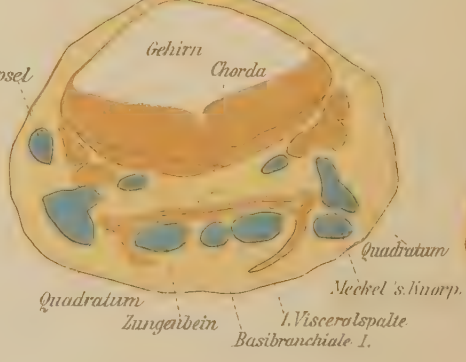


Fig. 7.

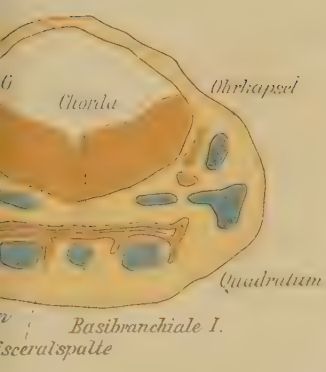


Fig. 10.

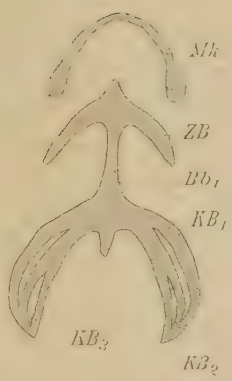


Fig. 12.



Fig. 8.



Fig. 11.

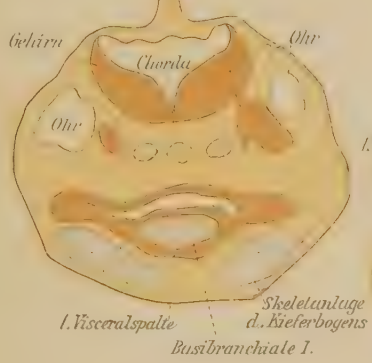


Fig. 13.

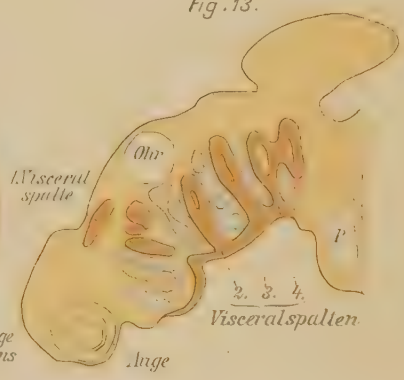


Fig. 9.

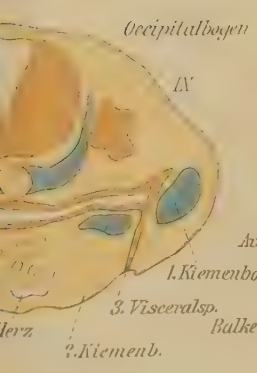


Fig. 20.

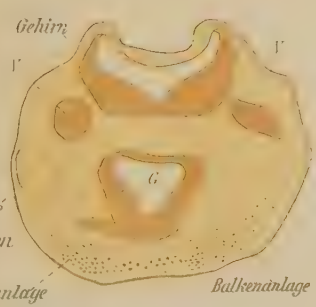
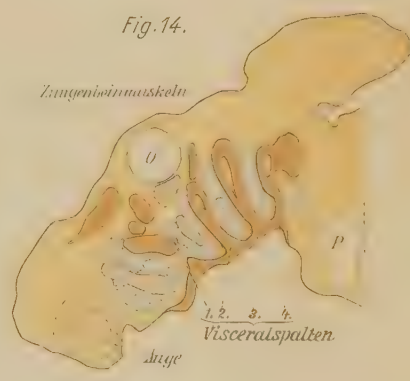


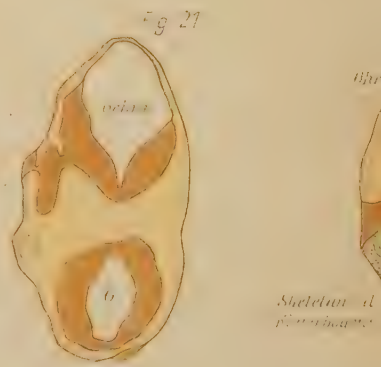
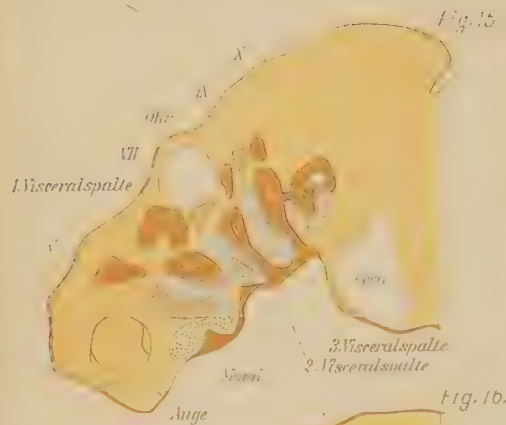
Fig. 14.











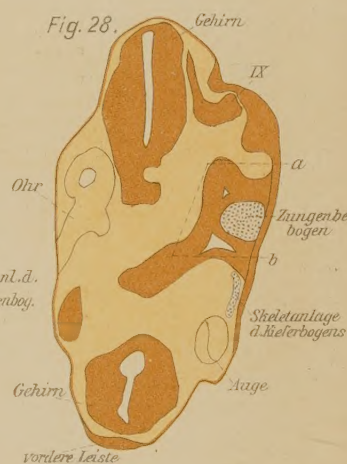
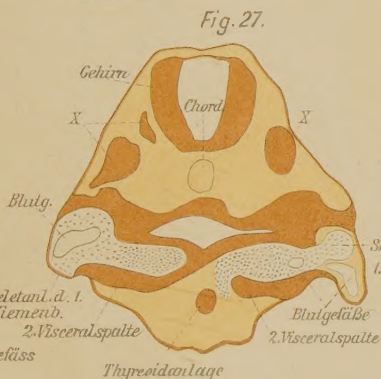
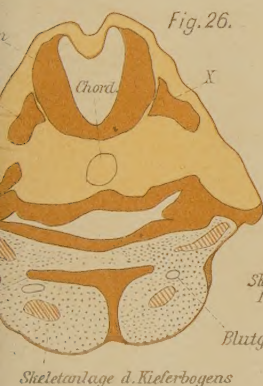
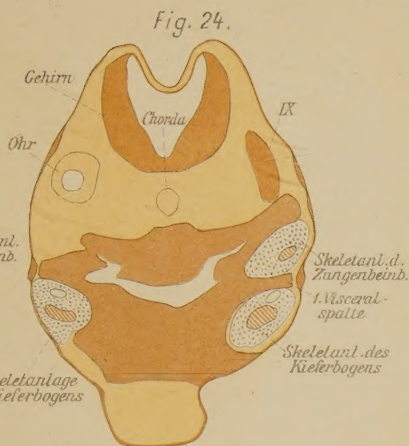
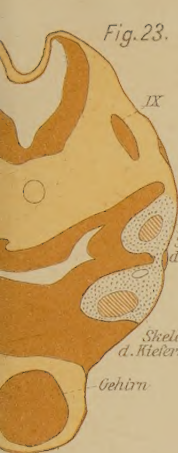






Fig. 28<sup>a</sup>



Fig. 31.



Fig. 31<sup>a</sup>

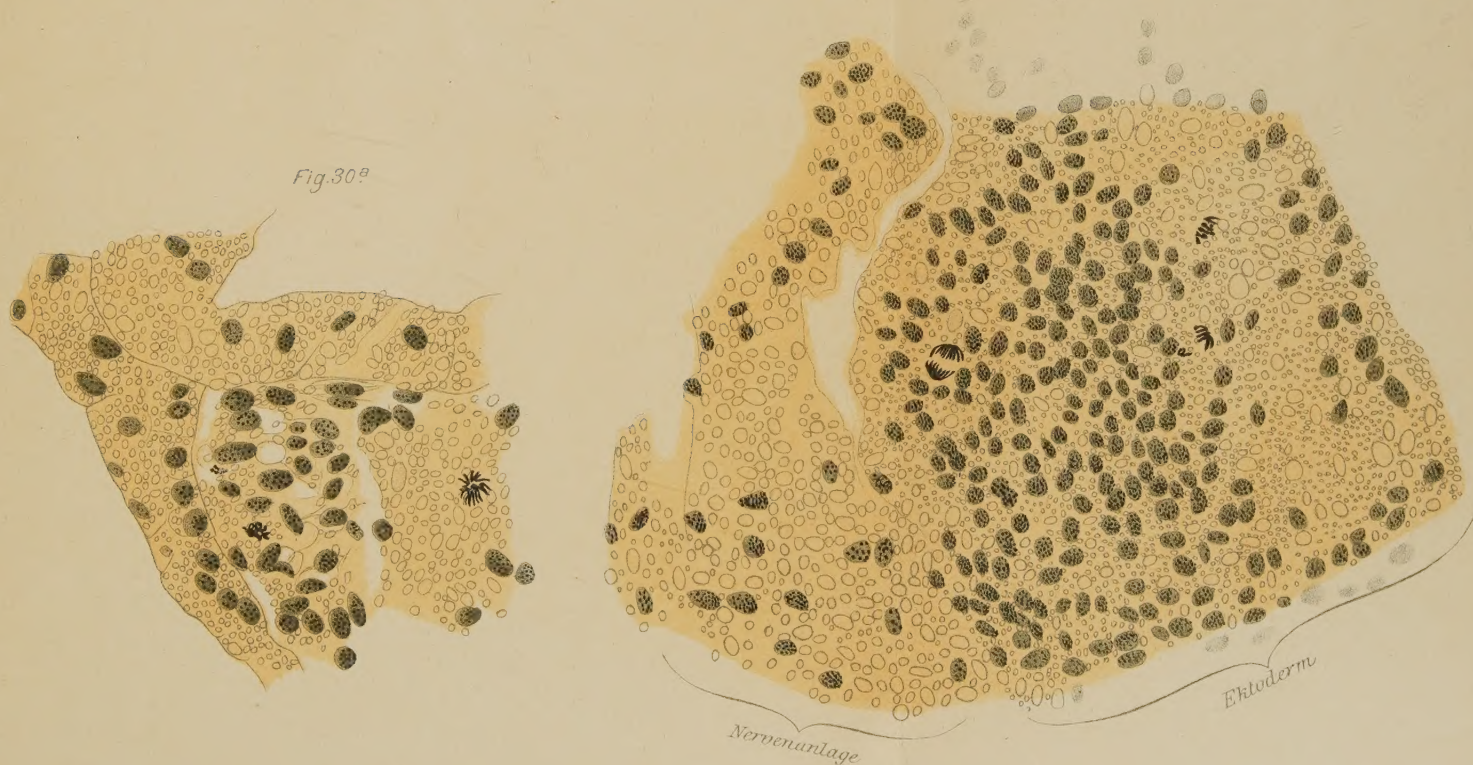


Fig. 30<sup>a</sup>



